

Série A, N° 4172
N° d'ordre 2036

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

MAURICE PARAT

Docteur en Médecine,
Assistant d'Anatomie et Histologie comparées à la Sorbonne.

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET PHYSIOLOGIQUE DU CYTOPLASME DE LA CELLULE ANIMALE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **1 DEC** Novembre 1928, devant la Commission d'examen

MM. P. WINTREBERT, *Président.*

JACOB

GUILLIERMOND

} *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^o, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS, VI^e

1928

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

MAURICE PARAT

Docteur en Médecine,
Assistant d'Anatomie et Histologie comparées à la Sorbonne.

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET PHYSIOLOGIQUE DU CYTOPLASME DE LA CELLULE ANIMALE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 1^{er} DEC 1928, devant la Commission d'examen

MM. P. WINTREBERT, *Président*.

JACOB

GUILLIERMOND

} *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS, VI^e

1928

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen. C. MAURAIN. *Professeur*, Physique du globe.

Doyens honoraires. P. APPELL, M. MOLLIARD.

V. BOUSSINESQ.

A. JOANNIS.

H. LE CHATELIER.

H. LEBESGUE.

Professeurs honoraires.

A. FERNBACH.

A. LEDUC.

R. DONGIER.

E. HÉROUARD.

Emile PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure

G. KOENIGS Mécanique physique et expérimentale.

E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.

P. JANET Électrotechnique générale.

F. WALLERANT Minéralogie.

H. ANDOYER Astronomie.

P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et Mécanique céleste.

Gabriel BERTRAND Chimie biologique.

M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.

M. CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).

G. URBAIN Chimie minérale.

Emile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathém.

L. MARCHIS Aviation.

Jean PERRIN Chimie physique.

Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.)

H. ABRAHAM Physique

M. MOLLIARD Physiologie végétale.

B. CARTAN Géométrie supérieure.

L. LAPICQUE Physiologie générale.

Professeurs.

E. VESSIOT Théorie des fonctions et théorie des transformations.

A. COTTON Physique générale.

J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.

Charles FABRY Physique.

Charles PÉREZ Zoologie.

Léon BERTRAND Géologie structurale et géologie appliquée.

R. LESPIEAU Théories chimiques.

E. RABAUD Biologie expérimentale.

P. PORTIER Physiologie comparée.

É. BLAISE Chimie organique.

P. A. DANGEARD Botanique.

Paul MONTEL Mécanique rationnelle.

P. WINTREBERT Anatomie et histologie comparées.

O. DUBOSCQ Biologie maritime.

G. JULIA Mathématiques générales.

A. MAILHE Étude des combustibles.

L. LUTAUD Géographie physique et géologie dynamique.

Eugène BLOCH Physique théorique et physique céleste.

Henri VILLAT Mécanique des fluides et applications.

Ch. JACOB Géologie.

P. PASCAL Chimie appliquée.

N. Chimie générale.



E. PÉCHARD Chimie (Enseig^t P. C. N.).

V. AUGER Chimie analytique.

M. GUICHARD Chimie minérale.

A. GUILLET Physique.

G. MAUGUIN Minéralogie.

L. BLARINGHEM Botanique.

A. MICHEL-LÉVY Pétrographie.

A. DEREIMS Géologie.

A. DENJOY Calcul différentiel et intégral.

H. BÉNARD Physique (P. C. N.).

E. DARMOIS Physique.

G. BRUHAT Physique.

H. MOUTON Chimie physique.

L. JOLEAUD Paléontologie.

M. JAVILLIER Chimie biologique.

A. DUFOUR Physique (P. C. N.).

F. PICARD Zoologie (Évolution des êtres organisés).

ROBERT-LÉVY Zoologie.

L. DUNOYER Optique appliquée.

A. GUILLIERMOND Botanique (P. C. N.).

A. DEBIERNE Radioactivité.

Secrétaire. Daniel TOMBECK.

Je dédie ce travail à mon Maître et Président de Thèse, Monsieur le Professeur P. WINTREBERT à qui je dois d'avoir pu travailler pendant près de six années consécutives dans un milieu affectueux et cordial où règnent, grâce à lui, l'enthousiasme, l'ardeur la plus désintéressée et la plus saine émulation scientifique.

Je le dédie à la mémoire de deux Maîtres disparus et bien vivement regrettés, le Professeur A. PRENANT qui a fait mon éducation histologique et le Professeur F. HENNEGUY qui m'avait toujours témoigné la plus grande bienveillance, et avait accepté de publier ce mémoire dans les Archives d'Anatomie microscopique.

Je le dédie à Monsieur le Professeur FAURÉ-FREMIET qui a bien voulu me prodiguer ses conseils au cours de l'impression.

Je le dédie enfin à mes Parents, à ma Femme, à ma petite Janine, à mes collaborateurs et à mes amis.

CONTRIBUTION A L'ETUDE MORPHOLOGIQUE ET PHYSIOLOGIQUE DU CYTOPLASME

CHONDRIOME, VACUOME (APPAREIL DE GOLGI), ENCLAVES, ETC.

pH, oxydases, peroxydases, rH de la cellule animale.

par Maurice PARAT.

Docteur en Médecine, Docteur ès Sciences.

(Laboratoire d'Anatomie et Histologie comparées de la Sorbonne.)

SOMMAIRE

PREMIÈRE PARTIE

A. HISTORIQUE ET CRITIQUE DES TRAVAUX CONCERNANT LE CYTOPLASME . . .	74
I. — Éléments contenus dans le cytoplasme	74
II. — Action des colorants vitaux sur le cytoplasme	93
B. TRAVAUX ANTÉRIEURS PERSONNELS OU EN COLLABORATION ; CONFIRMA- TIONS ET CRITIQUES	100
C. TECHNIQUE ET MATÉRIEL	120

DEUXIÈME PARTIE

PARTIE DESCRIPTIVE.

I. — La cellule nerveuse	127
II. — Épithéliums de revêtement	161
III. — La cellule pancréatique <i>exocrine</i>	174
IV. — La cellule épидидymaire des Mammifères	192
V. — Voies éférentes mâles du Lézard	203
VI. — La cellule cartilagineuse	210
VII. — La cellule sexuelle mâle	221
VIII. — Ovogénèse et Vitellogénèse	262
IX. — Développement embryonnaire	287

TROISIÈME PARTIE

PARTIE EXPÉRIMENTALE.

I. — Le pH cellulaire	297
II. — Oxydases; peroxydases; rH cellulaire.	306

QUATRIÈME PARTIE

DISCUSSION ET RÉSULTATS GÉNÉRAUX	319
Index bibliographique	343
EXPLICATION DES PLANCHES	355

PREMIÈRE PARTIE

A. — HISTORIQUE ET CRITIQUE DES TRAVAUX
CONCERNANT LE CYTOPLASME

I. — ÉLÉMENTS CONTENUS DANS LE CYTOPLASME

La plupart des auteurs classiques s'accordent aujourd'hui pour admettre que le cytoplasme renferme, outre le noyau et le centre cellulaire, « dispositif complexe, d'apparence dense, mal limité, situé auprès du noyau et non constamment visible dans toutes les cellules »¹ :

- a) Le Chondriome (mitochondries, chondriocentes);
- b) l'Appareil de Golgi (réseau ou corps de Golgi, dictyosomes);
- c) les Enclaves, c'est-à-dire les vacuoles, les grains, les gouttes de graisse, certains cristalloïdes ou cristaux, etc.

Nous ne ferons pas l'historique du centre cellulaire qui fera l'objet d'un travail ultérieur et qui n'a été étudié ici qu'incidemment (voir quatrième partie, page 335). Nous envisagerons donc seulement les autres catégories d'éléments figurés au double point de vue historique et critique.

a) LE CHONDRIOME.

Il semble bien démontré depuis les intéressantes recherches de **Giroud** (1925) complétant heureusement les travaux de **A. Meyer** et **Cowdry** d'une part, de **Regaud**, **Fauré-Fremiet**, **Mayer**, **Schaeffer** et **Rathery**, d'autre part, que les chondriosomes sont constitués à la fois de substances protéiques et de substances lipoidiques, ces dernières étant particulièrement plus abondantes au niveau du chondriome que dans le reste du cytoplasme. Si l'accord semble régner entre les différents cytologistes pour ce

1. **Policard**, *Précis d'Histologie physiologique* 1922

qui est de la constitution chimique des éléments du chondriome, l'entente est au contraire loin d'être réalisée sur leur rôle physiologique et sur leur participation aux processus d'élaboration cellulaire.

Les uns, et non des moindres (**Altmann, Laguesse, Hoven, Schultze, Eklöf, Chaves**, etc...) admettent que le chondriome participe activement à l'élaboration, par transformation de sa propre substance en un produit dit « de sécrétion » généralement destiné à être rejeté. La transformation pourrait être *totale* (**Laguesse, Hoven, Chaves**), ou seulement partielle (**Regaud et Mawas**) grâce à une véritable récupération du « substratum plastique » du chondriome après l'excrétion. On sait que c'est à l'un de ces deux derniers auteurs, **Regaud**, que l'on doit la théorie des « mitochondries, organites de la fonction éclectique et pharmacopexique des cellules », autrement dit des mitochondries « éclectosomes ». Les chondriosomes seraient en effet chargés de puiser dans le milieu ambiant les matériaux nécessaires à la vie de la cellule, de les transformer, et enfin de dégager le produit d'élaboration pour l'excréter ou le mettre en réserve. Aucune preuve formelle n'a été apportée par l'auteur en faveur de sa si séduisante hypothèse; certains faits reconnus par d'autres chercheurs paraissent cependant l'étayer avec quelque force. **Cowdry** (1926 *b*) invoque par exemple le cas de la coloration du chondriome par le vert Janus; n'est-il point en effet remarquable que ce colorant, agissant en solutions souvent extrêmement diluées (1 : 500 000) parvienne à mettre en évidence un élément de 0,5 μ d'épaisseur, ce qui représente à ce niveau une concentration plusieurs milliers de fois plus forte que la concentration initiale?

Pour **Champy** (1911), les substances élaborées se formeraient au contact de la mitochondrie et de l'hyaloplasme avec *participation de la substance de l'un et de l'autre*.

Pour d'autres, le chondriome ne se transforme pas en la substance du ou des produits élaborés. La substance mitochondriale n'est pas modifiée par l'élaboration (**Noël**, 1922 et 1924), elle agit comme un catalyseur (**Nageotte**, 1922). Il y aurait une « réversion » (**Emberger**, 1925) ou un « cycle sécrétoire » (**Noël**, 1924), la mitochondrie subsistant après la résorption du produit élaboré et pou-

vant ensuite en élaborer de nouveau. **M. Prenant** (1922) a pu, lors de la formation de certains pigments, mettre en évidence une telle action diastasique ou catalytique spécifique due selon lui à la présence de métaux. **Noël et Mangenot** (1925) montrent que l'amidon des Floridées et celui des tubes criblés du liber sont formés directement dans le cytoplasme sans intervention du chondriome et ne présentent avec l'iode qu'une coloration brun acajou (comme les premières ébauches des grains d'amidon mitochondriaux); ils pensent ainsi apporter en faveur de l'action catalytique du chondriome un argument important : l'amidon « protoplasmique » aurait les caractères de l'érythrodextrine ou de l'amylo-dextrine comme les premières ébauches des grains d'amidon d'origine mitochondriale et aussi les premiers résidus de l'hydrolyse de ceux-ci. Le chondriome paraît donc indispensable pour activer des synthèses qui, sans son concours, seraient moins complètes : la condensation des sucres paraît être beaucoup plus étendue au sein du chondriome qu'au sein du cytoplasme proprement dit.

Dans la plupart des cas étudiés par ces auteurs, qu'il s'agisse de la cellule végétale ou de la cellule animale, il ne fait point de doute que les substances élaborées le sont à l'intérieur même des mitochondries : c'est l'amidon des cellules végétales, élaboré au sein même des chondriosomes actifs de **Guilliermond** ou bien ce sont des substances protéiques (**Noël**) ou encore de vrais cristaux d'hémoglobine (**Policard**) qui se trouvent accumulés dans les chondriosomes de la cellule hépatique.

La théorie catalytique n'en resterait cependant pas moins valable dans le cas où l'on pourrait montrer la naissance de produits d'élaboration au contact même du chondriome; **Noël** a ainsi décrit la naissance de très fines particules osmioréductrices à la surface de certaines mitochondries de la cellule hépatique.

Sans invoquer d'action catalytique, il est d'ailleurs possible de se représenter les mitochondries comme des constituants agissant purement et simplement par action de surface, en vertu de la seconde loi de l'énergétique. C'est **E. V. Cowdry** qui a surtout développé cette idée que les éléments du chondriome représenteraient une surface d'adsorption considérable pour toutes les substances dissoutes qui tendraient à abaisser sa tension superficielle par

rapport au cytoplasme. **Cowdry** (1926 a) fait remarquer à ce propos quelle relation topographique étroite existe entre ce « film » mitochondrial et les moindres variations chimiques à l'intérieur de la cellule, ce « film » constituant l'indicateur le plus précis des altérations cellulaires. Des mesures minutieuses ont montré à **Lecomte du Noüy et E. V. Cowdry** (1927) que la surface du « film » mitochondrial est plus grande que la surface nucléaire, alors que d'autre part le volume nucléaire est environ cinq fois plus considérable que le volume total du chondriome dans une même cellule. La substance mitochondriale apparaît donc à ces deux auteurs comme réalisant *le maximum de surface avec le minimum de matériel*. Aux interfaces considérables ainsi réalisés, certaines substances s'accumuleraient donc en vertu, nous l'avons vu, du principe de **Gibbs-Thomson**; et les concentrations atteintes permettraient entre elles des réactions plurimoléculaires de la plus haute importance.

Remarquons d'ailleurs que les deux théories de catalyse d'une part et d'action de surface d'autre part ne s'excluent pas l'une l'autre, et que toutes deux sont des perfectionnements de la conception de **Regaud**, de la conception : *mitochondrie = électosome*, avec cette différence, cependant, qu'une transformation même partielle du matériel chondriosomique en produit d'élaboration n'est plus admise. Or, cette non transformation de la substance mitochondriale avait été affirmée de façon fort précise par **G. Levi** (1912 a et b), par **F. Bremer** (1913), par **W. et M. Lewis** (1915) et aussi par **Mislawsky** (1911).

Mais les auteurs que nous venons de citer ont totalement négligé l'action possible de l'appareil de Golgi dans la formation des produits d'élaboration. Nous trouverons au chapitre suivant, des auteurs qui, tout en admettant l'intervention de cet appareil, n'osent nier ouvertement celle du chondriome (**Saguchi, Nassonov, Morelle**). Il en est cependant qui sont plus catégoriques, tel **Bowen** (1926 e, p. 419-420) lequel déclare : « My observations have been focused particularly upon the Golgi apparatus, and little or no attention has been paid to other components of the cell... In my opinion the older theories of secretory synthesis have broken down, and the field is now clear for a thorough examination of the Golgi

apparatus as a synthetic intermediary in the process of secretion. »

La question de la part prise par le chondriome à l'élaboration nous amène tout naturellement à celle non moins discutée de son individualité et de sa permanence. Les partisans de la transformation totale des mitochondries en produits divers (en particulier en grains de sécrétion) étaient nécessairement acculés à la régénération incessante des éléments mitochondriaux. **Hoven, Laguesse** admettaient une régénération par division des chondriosomes; mais **Laguesse** faisait surtout intervenir dans cette régénération les *paranuclei* dérivés du noyau. Les partisans de la théorie du rôle catalytique du chondriome ne se trouvent pas exposés à la même difficulté; beaucoup parmi eux n'en admettent pas moins une formation *de novo* de chondriosomes. **Cowdry** (1926 *a*) cite, sans commentaire défavorable, l'opinion de **M. J. Guthrie** d'après laquelle les mitochondries seraient en quelque sorte l'expression de l'équilibre des lipoides cytoplasmiques : les lipoides entrant dans le cytoplasme et se combinant avec les protéides donneraient naissance à un complexe lipo-protéique dont l'accumulation, dans le cytoplasme ainsi saturé, serait susceptible de provoquer une précipitation sous forme de mitochondries. **Fauré-Fremiet**, dès 1910, admettait d'ailleurs cette formation de mitochondries par gélification secondaire localisée du complexe constitué de protéiques et de phosphatides. **M. et W. Lewis** (1915) parlent de l'apparition de nouvelles unités chondriosomiques; **G. Levi** (1917) admet la formation au sein de la phase cytoplasmique amorphe de nouveaux chondriosomes, quand les nécessités biologiques l'exigent. Plus récemment (1925), il écrit que la continuité des chondriocentes n'est pas soutenable aujourd'hui puisqu'on voit très bien dans les cellules vivantes que ce ne sont pas des formations immuables.

En face de ces auteurs nous trouvons surtout aujourd'hui **Guilliermond** et son école qui, s'appuyant sur des recherches exécutées sur les cellules végétales (en particulier celles d'**Emberger** sur la Sélaginelle) affirment la permanence des mitochondries et leur transmission par division de cellules en cellules. **Guilliermond** (1927 *b*) tient à faire remarquer que sa conception est absolument

objective et qu'elle n'est inspirée par aucune idée théorique analogue à celle de **Meves** sur le rôle des mitochondries dans la transmission des caractères héréditaires.

b) L'APPAREIL DE GOLGI.

1. Définition et morphologie.

Il est actuellement impossible de tirer des innombrables travaux consacrés à l'*Apparato reticolare interno* une définition nette de cet appareil. Alors que l'école de **Golgi** lui attribuait une structure réticulée, celle de **Nusbaum** (**Weigl**, **Poluszynski**, **Bialkowska et Kulikowska**, **Hirschler**) prouvait que l'on avait souvent affaire, du moins chez les Invertébrés, à des corps isolés. Il en est ainsi, en effet, dans les cellules nerveuses de certains Insectes, la Blatte par exemple (**Bialkowska et Kulikowska** 1912) et des Crustacés (**Poluszynski** 1911). **Hirschler** (1916), au cours de l'ovogénèse des Ascidies, rencontrait, tout au moins à certains stades d'évolution des ovocytes, un appareil diffus, c'est-à-dire constitué par des éléments isolés en forme de « kuppelförmig gebogene Lamellen » ou d'« offenstehenden Schalen oder als allseits geschlossene Hohlkugeln ». Il put d'autre part dans l'ovogénèse et l'embryogénèse de la Lymnée (1918) décrire des aspects analogues et conclure à l'existence, non d'un reticulum filamenteux, mais d'un ensemble de lamelles arrondies ou allongées en doigt de gant, présentant une enveloppe (« Apparathülle ») osmiophile et un contenu (« Apparatinhalt ») chromophobe.

D'ailleurs, un des élèves de **Golgi**, **Perroncito**, avait décrit antérieurement (1909) la fragmentation du réseau au cours des divisions des cellules sexuelles de Paludine, en donnant aux éléments isolés du réseau le nom resté classique de « dictyosomes », et à leur comportement au cours des divisions cellulaires celui de « dictyokinèse ».

Ces termes ont légitimement fait fortune; la conception de **Perroncito** a cependant subi de la part des auteurs quelques remaniements importants puisque l'on est amené avec **Gatenby** (1919 b) à admettre l'existence d'un véritable complexe de **Golgi** = dictyosome (chromophile) + archoplasme (chromophobe).

Cependant **Pensa** (1919-20) maintient la conception primitive de réticulum qu'il modernise en admettant l'existence au sein de la cellule vivante d'un véritable « gel réticulaire ». Et **Kopsch** (1925), cherchant d'ailleurs manifestement à déposséder **Golgi** de sa découverte parle encore de « Binnengerüst » qu'il croit devoir décorer du nom nouveau d'« endopegma ¹ ».

Par contre, **Morelle** (1925 *a* et *b*) cherche à démontrer que cordons ou filaments osmiophiles sont des artefacts et que l'appareil de Golgi est une substance particulière formant au sein du protoplasme une sorte de tache, la « tache de Golgi », « apparaissant comme une sorte d'enclave dans le cytoplasme ». A peu près à la même époque, **Ludford** (1924 *a*), à la suite d'expériences analogues à celles déjà vieilles de **Sjövall** (1906 *a*) dénonce aussi comme artefact les structures réticulées, les cordons osmiophiles et conclut : « The Golgi apparatus is that region in the cytoplasm or cells which brings about the reduction of osmium tetroxide at a lower temperature, or in a shorter time than is required to produce a total blackening of the cells. »

Ainsi donc, après une période d'engouement morphologique justifié par les très belles figures obtenues par **Golgi** ou ses disciples, l'appareil dit « réticulé » est renié par la plupart des auteurs et sa morphologie est reléguée au second plan : « Meines Erachtens, » dit **Nassonov** (1926 *a*) « ist die Frage von der Feinheit der Struktur des Apparats nicht von prinzipieller Bedeutung. » Et **Bowen** (1926 *a*) de renchérir : « In other words, the important thing is that the Golgi Apparatus is a substance, the exact modeling of which in the cell is purely a matter of secondary interest. » L'on pourrait sincèrement se réjouir de voir les morphologistes abandonner ainsi le vieux souci de la forme au profit de la cyto-physiologie; malheureusement, la nouvelle tendance prétendant « offer some constructive suggestions which may at least throw light upon some general cellular problems from a new angle » (**Bowen**, 1926 *a*), nous paraît être une attitude imposée aux morphologistes par d'innombrables

1. L'on ne voit pas l'avantage qu'il y aurait à remplacer par ce vocable celui d'« Appareil de Golgi », consacré par l'usage et considéré par tous comme un juste hommage à la mémoire d'un savant universellement respecté et regretté. **W. Jacobs** (1927) a d'ailleurs fait à ce sujet une remarque analogue.

constatations contradictoires. Elle est surtout à notre avis un véritable aveu d'impuissance à réaliser un schéma morphologique de l'appareil de Golgi, valable en tous lieux et en toutes circonstances, capable d'être en harmonie avec les résultats de la microdissection dus à **Kite** et à **Chambers** (1917), à **Peterfi et Olivo** (1925) capables de s'accorder avec les résultats de l'observation *in vivo* de cellules en culture, dus aux **Lewis** (1914-1923), à **G. Levi** (1925), à **Strangeways et Canti** (1927)... et avec ceux des expériences de centrifugation réalisées par **Cowdry** (1922).

2. Constitution chimique.

Presque tous les auteurs sont d'accord aujourd'hui pour proclamer la nature lipoïdique de l'appareil de Golgi. « Die Gesamtheit der mikrochemischen Reaktionen lässt auf die lipoïdofere Natur des Golgi Apparats schliessen », déclare **Nassonov** (1926 a). Et, aux yeux de ce dernier, ce sont les recherches microchimiques de **Sjövall** qui ont pour la première fois apporté une preuve de cette allégation. **Nassonov**, comme beaucoup de cytologistes d'ailleurs, abuse, à notre avis, quelque peu du qualificatif « microchimique »; peut-on en effet décorer de ce nom les essais empiriques de **Sjövall** sur la soi-disant substance myélinogène qui constituerait l'appareil? La microchimie, l'histochemie, plutôt, est une science qui, répétons-le encore (**M. Parat**, 1927 c) après **Mann**, **Ehrlich**, **Ellermann**, **A. Prenant**, doit obéir aux deux disciplines : histologique et chimique dont elle se réclame. Or, pas une des tentatives de **Sjövall** n'est basée sur un fait chimique précis. Le fameux gonflement de la prétendue substance myélinogène, provenant de son imbibition par l'eau est une pure hypothèse et l'une des plus mauvaises peut-être parmi les nombreuses explications que l'on peut donner des faits observés par **Sjövall**. **A. Kolatchev** a déjà fait antérieurement (1916) une remarque analogue. Quant à la méthode de **Sjövall**, « auf Grund seiner mikrochemischen Analyse geschaffen » il est curieux qu'ayant une base aussi sérieuse aux yeux de **Nassonov**, cet auteur ne lui ait pas donné la préférence au cours de ses si intéressantes recherches. Quoiqu'il en soit, à la suite de **Sjövall** (1906 a), **Weigl** (1910) admet la nature lipoïdique de l'appareil

de Golgi; il a tendance cependant à adjoindre à ce composant une substance de nature protéique et c'est cette tendance que **Szymonowicz** (1924) introduit dans le domaine classique : l'appareil serait un complexe de lécithine et d'albumine (lecithinalbumine) ... « der Netzapparat im wesentlichen aus Lipoiden besteht und zwar warscheinlich aus einer Verbindung von Lecithin und Eiweisz (Lecithinalbumin) ».

Mais c'est **Cajal** (1915) qui, le premier, affirmant de façon claire la dualité chimique de la constitution de l'appareil, attire l'attention sur l'affinité que posséderait chacun de ses deux composants, l'un pour l'argent, l'autre pour l'osmium. L'appareil renfermerait en effet à son avis un mélange de lipoides, substances réduisant l'acide osmique, et de cytoprotéides, spécialement colorables par l'argent. Textuellement : ... « mezcla de lipoides (substancias reductoras del acido osmico) y de citoproteidos (especialmente tingibles por la plata) ».

Plus récemment, **Hirschler** (1925) admet comme parfaitement démontré que le noircissement par l'acide osmique est dû à la présence de lipoides; ces derniers constituent donc l'appareil qui, chacun le sait, est imprégnable par l'osmium. Il en serait d'ailleurs de même de la membrane nucléaire (?)

En résumé, aucun test vraiment microchimique n'a été appliqué par les auteurs à l'étude de l'appareil de Golgi jusqu'en 1925. Nous devons signaler qu'à partir de cette date, **Karpova** (1925) a étudié à l'aide d'excellentes techniques microchimiques les « dictyosomes » des cellules sexuelles, mais sa conclusion est, on le verra ultérieurement, que ces dictyosomes sont en réalité des chondriocontes. Quant à **Weiner** (1926), s'il n'a pu, dans la cellule intestinale d'animaux au jeûne déceler l'appareil de Golgi par les techniques microchimiques, il serait parvenu à observer avec les mêmes techniques, au cours de la digestion, un appareil littéralement « engraisé ». Enfin **Ciaccio** (1926) a appliqué certaines techniques microchimiques spéciales (démasquage) à l'étude de l'appareil de Golgi, mais ses résultats tendent à prouver que cet appareil est un artefact.

3. *Relations de l'appareil avec d'autres constituants cellulaires : chondriome et trophosponge de Holmgren.*

a) *Relations avec le chondriome.* — La question de la parenté ou de la relation de l'appareil de Golgi avec le chondriome est un des points les plus complexes de la littérature cytologique.

Meves fut, semble-t-il, le premier auteur qui montra des homologues possibles entre l'appareil et certaines mitochondries. Il émit l'opinion que ce ne devaient pas être des plastochondries typiques mais qu'il s'agissait sans doute d'une formation paraplastique ou différenciation secondaire des chondriosomes de l'embryon.

Van Durme (1907), **Popoff** (1906-7), utilisant la technique de **Sjövall** admettent que le réseau est en réalité constitué de mitochondries (chromidies pour **Popoff**); **Duesberg** (1911) analysant les travaux de **Sjövall** fait remarquer que l'on ne voit sur les figures de cet auteur que des tas de granulations ou de bâtonnets qui rappellent ceux que l'on colore par la technique de Benda. Analysant également les travaux de **von Bergen** (1904) et critiquant tout particulièrement une figure d'appareil dans les cellules endothéliales vasculaires de la prostate, **Duesberg** (*Arch. f. Zellforsch.* Bd 4; 1910) pense qu'il s'agit là purement et simplement de plastosomes; il est d'ailleurs moins affirmatif plus tard (1911). Il n'en croit pas moins encore à cette époque que **Veratti**, dans son étude de l'appareil de Golgi des tumeurs, a décrit de véritables plastosomes et que l'appareil observé par **Pensa** dans les cellules cartilagineuses se rapproche beaucoup des plastocontes décrits par **Meves** (1909) et lui-même (1910). En ce qui concerne la cellule cartilagineuse, d'ailleurs, **Pensa** reconnut plus tard (1913) son erreur, à la suite des critiques de **Comes**, **Dubreuil**, **Barinetti**, et décrivit un réseau plus petit que le premier, semblable à celui antérieurement observé par **von Bergen**. Il fit cependant soigneusement remarquer, et ses figures sont à cet égard fort démonstratives, que le réseau de Golgi peut se trouver tellement intriqué avec les mitochondries qu'il semble être en relation étroite avec ces dernières. Plus récemment (1919), il fait une remarque analogue en ce qui concerne le pancréas du Triton.

Dans le travail de **Fañanas** (1912) sur le développement du

Poulet on voit que dans les cellules d'un embryon de quarante-quatre heures, l'appareil est représenté par des bâtonnets qui sont répandus diffusément dans le cytoplasme. **Duesberg** (1914) analysant ce travail dans les *Jahresberichte* fait remarquer qu'il pourrait y avoir un lien génétique entre le chondriome et l'appareil de Golgi. **Weigl** avait antérieurement (1912) admis un tel lien, phylo ou ontogénétique; soit, dit-il, que l'appareil soit transmis de génération en génération, soit qu'il prenne naissance *de novo*.

Deineka (1914) soutient également l'existence de ce lien génétique et pense que dans les cellules jeunes, l'appareil n'est pas autre chose que le territoire polaire du chondriome, « polarer Chondriombezirk ».

Fauré-Fremiet (1912) a soutenu contre **Perroncito** l'opinion que les dictyosomes des cellules sexuelles mâles étaient des dérivés mitochondriaux. **L. Karpova** (1925) a récemment confirmé les résultats de **Fauré-Fremiet**. **Kolatchev** (1916), se basant sur l'étude des cellules nerveuses de Lymnée et de Planorbe, déclare que, au moins dans cet objet, l'appareil de Golgi et le chondriome sont des formations extrêmement voisines se substituant l'une à l'autre ou se formant l'une aux dépens de l'autre et qu'il existe des formes de transition, avec une morphologie, des dispositions, des réactions de colorabilité communes au chondriome et à l'appareil de Golgi.

Jordan (1921), à la suite de recherches sur les cellules géantes de la moelle osseuse, discute la constitution de l'appareil de Golgi et fait remarquer que les mitochondries ont si souvent tendance à se réunir autour de la centrosphère qu'elles peuvent fort bien se fusionner : « A network would presumably result very similar to the network of this location called the Golgi apparatus ». Il n'hésite pas à conclure dans un sens fort voisin de **Deineka** que l'appareil de Golgi et les mitochondries sont des parties d'une même substance différant seulement morphologiquement, « the former resulting from a fusion of the latter while aggregated in the neighborhood of the centrosphere ».

Hirschler (1915) admet que les techniques osmiques démontrent la parenté du noyau cellulaire, de l'appareil de Golgi et des mitochondries, ces trois constituants ayant la propriété commune d'être entourés de membranes lipodifères réduisant l'acide osmique.

Enfin **Tschassownikow** (1927), étudiant les cellules de revêtement de la muqueuse gastrique, cherche à prouver que l'appareil de Golgi bien connu (**Golgi, d'Agata**) de ces cellules résulte de l'imprégnation du lot de chondriosomes, localisé à la partie apicale de ces éléments.

Cependant les recherches de **Perroncito** (1911), de **Nusbaum** (1913), de **Cowdry** (1912-1914), de **Cajal** (1915), de **Hirschler** (1918), de **Gatenby** (1919) et de nombreux auteurs tendent à prouver qu'*appareil de Golgi et chondriome sont deux formations essentiellement différentes* par leurs propriétés morphologiques, chimiques, topographiques et fonctionnelles.

Néanmoins **Duboscq et Grassé** (1925) puis **Grassé** (1926) s'appuient sur l'étude de l'appareil parabasal des Flagellés et sur les homologues de ce dernier avec l'idiozome des cellules sexuelles d'une part, sur plusieurs réactions cytologiques et microchimiques précises d'autre part pour affirmer qu'« appareil parabasal et appareil de Golgi représentent une catégorie du chondriome. »

b) *Relations avec le trophosponge de Holmgren.* — On sait que si **Golgi** et la plupart de ses élèves se sont toujours refusés à admettre l'identité de l'appareil réticulaire interne et du trophosponge, **Holmgren** s'est au contraire rapidement prononcé en faveur de cette homologation.

De nombreux auteurs l'ont confirmé en rejetant toutefois la conception primitive de **Holmgren**, c'est-à-dire la communication possible de l'appareil avec l'extérieur. C'est surtout **Cajal** (1907) qui a développé, et de façon magistrale, cette conception d'un appareil de Golgi-Holmgren tubulaire ou canaliculaire.

Duesberg (1914) a cependant vigoureusement réagi contre cette opinion; il en est de même de **Jordan** (1921) et les résultats de **Penfield** (1921) semblent également apporter de sérieux arguments contre cette manière de voir. **Cowdry** (1924) montre que l'on ne doit pourtant point attacher trop d'importance aux résultats de **Penfield** qui paraît avoir confondu des images d'altération cellulaire avec le trophosponge; **Cowdry** apporte d'ailleurs des images de cellules pancréatiques fort démonstratives en ce qui regarde l'identité du trophosponge et de l'appareil de Golgi. **Corti** (1924)

fait des observations analogues sur la cellule intestinale et propose d'appeler « lacunome » le système trophospongial. **Weigl** (1912) avait depuis longtemps accepté cette identité et ce sont ses préparations qui illustrent le passage suivant du traité classique de **Szymonowicz** (1924) : « An Stelle des Apparates treten dann oft helle Kanälchen, die von Holmgren als Trophospongienkanälchen beschrieben wurden und gleichsam das Negativbild des Golgischen Netzapparates darstellen (fig. 21). » Cette figure a trait à l'épididyme, objet dont l'étude a été reprise récemment par **Benoît** (1925) qui arrive à la suite d'observations fort soigneuses à des conclusions identiques.

Enfin **Bowen** (1926 *a*) n'est pas opposé à cette conception puisqu'il déclare... « It is now clear that much of the trophospongium is the Golgi apparatus pure and simple as Holmgren himself argued. » On peut néanmoins se demander, et c'est ce que nous ferons en détail ultérieurement, comment cet auteur peut concilier cette affirmation avec sa propre théorie.

4. Rôle de l'appareil de Golgi.

Les premiers pionniers de l'appareil de Golgi ont surtout décrit des structures réticulaires sans se préoccuper de leur rôle physiologique. **Negri** n'admettait même aucun rapport entre l'appareil de Golgi et la fonction sécrétoire de la cellule. Plus tard, **von Bergen** (1904) parla d'un cycle évolutif de l'appareil. **Cajal** (1915) décrivit des modifications survenant au cours de l'activité sécrétoire des cellules caliciformes intestinales et des cellules séreuses de la sous-maxillaire et du pancréas. **Marenghi** (1903), **Golgi** (1909), **Biondi** (1911), **Weigl** (1912), **Kolster** (1913), **Pappenheimer** (1916), **Pensa** (1919), **Cowdry** (1922) observèrent eux aussi des modifications de la forme et de la position de l'appareil de Golgi lors du fonctionnement des cellules sécrétrices. Plus récemment, **Da Fano** (1922) fait des remarques analogues sur la glande mammaire mais il nie l'intervention directe de l'appareil dans la sécrétion lactée. En somme, aucun de ces auteurs ne se prononce nettement en faveur de l'élaboration de produits de sécrétion aux dépens de l'appareil; ce dernier subirait plutôt passivement l'influence méca-

nique de la mise en charge ou de la décharge cellulaire. **Kolmer** (1918) parle bien d'une intervention possible de l'appareil dans le fonctionnement de la surrénale mais **Kolatchev** (1916) est le premier auteur qui affirme nettement le rôle physiologique de l'appareil de Golgi; il le voit en effet prendre une part active dans la formation du glycogène et du lipochrome des cellules nerveuses de Lymnée et de Planorbe.

Saguchi (1920) pense que les cellules pancréatiques produisent deux catégories de sécrétion : les grains de sécrétion d'une part, l'appareil de Golgi d'autre part; les grains de sécrétion proviendraient de l'égrènement de chondriosomes, ils se répartiraient dans les mailles de l'appareil et la substance de ce dernier servirait enfin à dissoudre les granules de zymogène.

Nassonov (1923-4) est catégorique : le réseau de Golgi peut être comparé à une véritable « glande intra-cellulaire »; l'auteur présente trois hypothèses concernant l'action d'un tel organe :

a) Ou bien le réseau se transforme directement en produits de sécrétion;

b) Ou bien il constitue un intermédiaire entre le chondriome et les grains de sécrétion;

c) Ou bien le produit de sécrétion naît dans le protoplasma indifférent au contact du réseau et s'accroît sous l'influence de ce dernier.

Bowen (1924 b) admet à la suite des beaux travaux de **Nassonov** le rôle sécrétoire de l'appareil de Golgi; il confirme les faits décrits par cet auteur dans une série de publications (1926) et il y précise sa propre interprétation. Les vieilles théories sont abandonnées, dit-il, et le champ est maintenant clair pour un examen minutieux de l'appareil de Golgi en tant qu'« intermédiaire synthétique dans les processus de sécrétion »; l'on ne doit cependant pas considérer l'appareil comme une structure autonome, car il n'est évidemment qu'une partie du système cellulaire; il représente plutôt le foyer immédiat de synthèse sécrétoire, « the immediate focus of secretory synthesis, an activity to which other parts of the cell must contribute in one way or another. »

Pour **Bowen**, trois points fournissent des arguments cruciaux en faveur de la participation de l'appareil de Golgi à la sécrétion :

a) Une relation topographique entre les grains de sécrétion et l'appareil, telle qu'on ne puisse *a priori* mettre en doute des rapports de causalité possibles.

b) Une connaissance plus intime des fins aspects structuraux de l'appareil de Golgi en général.

c) La démonstration du rapport existant entre un grain de sécrétion et le matériel de l'appareil.

Examinons ce que valent ces propositions :

Personne ne doute aujourd'hui de la relation topographique de l'appareil avec les grains de sécrétion. Pour ce qui est des fins détails structuraux on peut s'étonner que **Bowen** y attache de l'importance puisqu'il déclarait antérieurement, comme nous l'avons déjà signalé, qu'ils étaient d'un intérêt secondaire. Le fait est que l'auteur nous donne des descriptions d'un appareil tour à tour désagrégé, en pièces séparées, ou au contraire complexe, en cordons ou en larges lamelles qui ne sauraient nous inspirer confiance et nous inciter à y trouver la moindre preuve de la participation de l'appareil à la sécrétion. **Bowen** compare l'appareil à un réceptacle en forme de corbeille, « basket-like receptacle » dont la matière serait aplatie ou tubulaire selon les conditions mécaniques imposées par la forme de la cellule, réceptacle dans lequel apparaîtraient les grains de sécrétion. Nous nous voyons obligé de prendre le parti de **Bowen** (1926 a) contre le même **Bowen** (1926 e); il nous paraît en effet d'un « intérêt secondaire » d'étudier minutieusement les fins détails structuraux d'une corbeille pleine de fruits si nous nous proposons de rechercher l'origine de ces fruits. Enfin, en ce qui concerne le troisième argument qui serait effectivement fort intéressant s'il était réellement poussé à fond, il est regrettable que les techniques mises en oeuvre par l'auteur n'aient pu lui fournir qu'une moisson de conditionnels : « *It should be possible*¹ to arrive at a very intimate picture of the origin of the secretory granules » (1926; IV, p. 441). « *They should be formed*²... » (*ibid.*), etc...

Enfin, comme on le verra au chapitre « vitellogénèse », un certain nombre d'auteurs ont fait jouer à l'appareil un rôle important au cours de la formation du vitellus.

¹ et ². Non souligné dans le texte.

c) LES ENCLAVES.

« Dans le colloïde cytoplasmique homogène, » dit **Policard**, (*Précis d'Histol. physiol.*) « il y a formation d'une cavité remplie par une substance différente du cytoplasme. Cette substance peut être une solution d'un cristalloïde : on a alors une *vacuole*; par dilacération de la cellule, ces vacuoles peuvent être ouvertes dans le milieu ambiant : leur contenu s'échappe et disparaît dans le milieu. La cavité peut être remplie par un corps gras, gouttelette d'huile ou grain de graisse : c'est une *vacuole* ou *gouttelette* adipeuse; après ouverture de la vacuole à l'extérieur, le contenu grasseux, non miscible dans le milieu ambiant, demeure visible. Le contenu de la cavité peut être un colloïde, différent du colloïde cytoplasmique, par exemple du mucus, de la substance colloïde, un complexe protéique ou lipoprotéique; on aura histologiquement des *grains*. En réalité, on voit qu'ils ne diffèrent de la vacuole que par leur nature chimique. D'autres fois, le contenu de la cavité sera mixte. Dans un liquide flottera une masse solide ou demi-solide plus visqueuse. Après rupture de la vacuole au dehors, la partie liquide disparaîtra à nos yeux; le grain peu soluble ou insoluble subsistera au moins quelque temps. On qualifie souvent ce type de formation de *grain envacuolé*. » L'enclave, conclut **Policard**, est donc essentiellement constituée par une substance de nature variable, remplissant une cavité du cytoplasme.

L'on voit, en somme, par cette description, que toute substance laissant par sa disparition après fixation une cavité dans le cytoplasme constitue une enclave vacuolaire, une vacuole; toute substance différant du reste du cytoplasme mais persistant après fixation est un grain et ce grain pourra être envacuolé. Nous avons vu, au cours des précédents chapitres, combien était discutée l'origine de ces différentes enclaves, les uns ayant, pendant une période que l'on pourrait appeler « mitochondriale » fait dériver toutes ou presque toutes les enclaves cellulaires des mitochondries, les autres, pendant une période plus moderne et que l'on pourrait désigner du nom de « golgienne », ayant tendance à faire dériver de l'appareil de Golgi la plupart de ces mêmes enclaves. Il nous faut faire une place spéciale à **Renaut** qui, dès 1904, distinguait dans le cytoplasme

deux catégories de vacuoles, les unes à cristalloïdes ou vacuoles plasmocrines, les autres à colloïdes ou plus exactement à grains de sécrétion qu'il nommait vacuoles rhagiocrines; ce savant attribuait donc à ces dernières vacuoles un rôle primordial dans l'élaboration d'une certaine catégorie d'enclaves. **Evans et Scott** (1921) ont observé les mêmes phénomènes, et ont conservé aux vacuoles colorables par le rouge neutre le nom d'« appareil de ségrégation ».

Enfin, nous rappellerons que nombre d'auteurs ont reconnu comme origine possible de certaines enclaves des émissions nucléaires et plus particulièrement des éliminations nucléolaires. **Benoît** a discuté en détail (1925) cette conception sur laquelle nous ne reviendrons pas, nous contentant de rappeler que récemment encore **Millot** (1926) a apporté en faveur du rôle du noyau dans la sécrétion chez les Araignées des observations fort suggestives et que **Ludforp** a insisté à plusieurs reprises dans ses publications sur cette fonction nucléolaire y consacrant même certaines recherches spéciales (1921 b). **Bowen** (1926; IV) s'est prononcé formellement contre toute participation nucléaire directe.

* * *

Que peut-on retirer d'un examen approfondi des travaux récents concernant le chondriome et l'appareil de Golgi; quel est en définitive le rôle de ces deux constituants cytoplasmiques? Nous ne pouvons mieux faire que de reproduire la conclusion d'une récente revue de **V. Nath** (1926). « In the present state of our knowledge it is not possible to make any general statement with regard to the functions either of the mitochondria or the Golgi Apparatus. »

Et, pour illustrer cette conclusion, nous avons groupé dans la figure I quelques schémas d'auteurs classiques. Le schéma 1, dû à **Wilson** (*The cell in devel. and inher.* 1925) est le plus complet : il met en présence dans un même corps cellulaire toutes les catégories d'éléments connus actuellement. L'appareil de Golgi est filamenteux, il est condensé autour du centre cellulaire et ne présente aucun rapport topographique avec les différentes enclaves cellulaires. Il ne tient donc pas compte du rôle physiologique attribué à cet appareil; il concentre plutôt l'attention du lecteur sur ses rapports avec le

centrosome. Dans un schéma récent et analogue à celui de **Wilson**, **Curtis et Guthrie** (*Textbook of General Zoology*; 1927) ont séparé l'appareil de Golgi du centrosome et l'ont rapproché des enclaves.

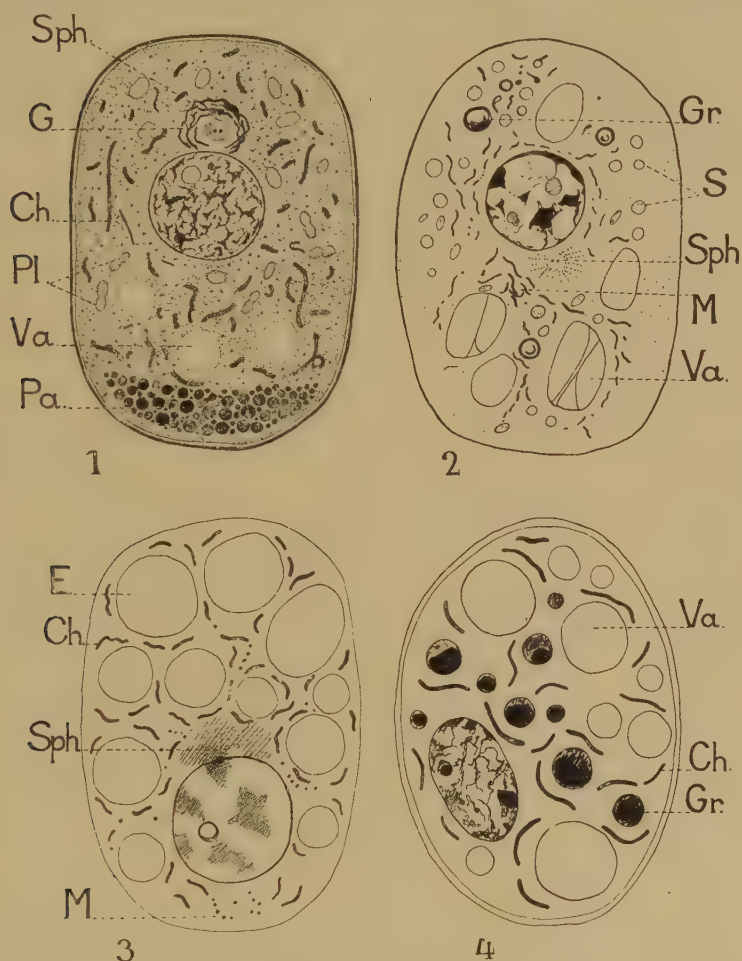


FIG. I. — Quelques conceptions modernes de la structure de la cellule.

1 Schéma de **Wilson**; 2 Schéma de **de Beauchamp**; 3 Schéma de **Policard**; 4 La cellule cartilagineuse d'après **Policard**.

Dans toutes ces figures, *sph* : centre cellulaire; *Ch* : chondriome; *M* : mitochondries; *G* : appareil de Golgi; *Pl* : plastides; *Pa* : paraplasme; *Gr* : graisse; *E* : enclaves; *S* : grains de sécrétion; *Va* : vacuoles.

Le schéma 2 est dû à **de Beauchamp** (*Leçons préliminaires de Zoologie*, 1925); il est d'ailleurs très voisin de celui de **Sharp** (*Introduction to Cytology*), il n'est pas non plus très différent du

schéma 3 de **Policard** (*Précis d'Hist. Phys.* 1922) et le schéma 4, également de **Policard**, est l'étude d'un cas concret, celui de la cellule cartilagineuse, qui a le mérite de nous préciser la conception que l'on se fait actuellement du volume, de la localisation et de la disposition des enclaves vacuolaires de cette cellule. Dans ces trois derniers schémas, l'appareil de Golgi a d'ailleurs été entièrement négligé; l'on y observe seulement le chondriome et les enclaves granulaires et vacuolaires.

On voit en somme que malgré la belle évolution des techniques cytologiques, malgré le nombre des chercheurs qui se sont consacrés à l'étude du cytoplasme, malgré la sagacité de ces multiples observateurs les questions les plus fondamentales de la cytologie restent irrésolues. Peut-être doit-on attribuer une telle situation au manque de liaison existant entre les différents observateurs, à la méconnaissance par certains d'entre eux de matériels et de techniques qui leur sont étrangers et qu'ils ne considèrent qu'avec une instinctive défiance. Ne voit-on pas en effet les « mitochondriaux » ignorer ou négliger l'appareil de Golgi, les « golgiens », à part quelques rares exceptions, n'utiliser que les techniques d'imprégnation, et parmi les « golgiens » eux-mêmes, certains n'adoptent que les techniques à l'osmium, en rejetant les imprégnations argentiques ... et *vice versa*. Et que dire de l'« histochimie » purement verbale pratiquée par certains auteurs qui concluent d'un aspect morphologique ou de réactions empiriques à une constitution chimique précise? Que dire aussi de l'indifférence quasi totale, pour ne pas dire du dédain que professent quelques cytologistes spécialistes de la cellule animale, à l'égard de la cellule végétale?

Parmi les techniques victimes d'une telle défiance ou d'une telle négligence, nous citerons tout particulièrement celle des colorations vitales. C'est ainsi que dans un de nos meilleurs traités modernes (**Langeron**, *Précis de Microscopie*, 1925), nous trouvons cette appréciation : « Je ne crois pas que, sauf dans des cas particuliers, la coloration vitale puisse constituer une méthode de travail courante. Je passerai donc sous silence la plus grande partie de ces expériences. » Malgré les travaux fondamentaux de **Laguesse** sur le Vert Janus, de **Henneguy** et de **Fauré-Fremiet** sur le Violet Dahlia, de **Renaut** et de **Dubreuil** sur le Rouge neutre, malgré le succès des

recherches exécutées à l'aide de certains de ces colorants vitaux sur les cellules végétales (**P.-A. Dangeard**, **Guilliermond**, **P. Dangeard**, **Pensa**, etc.) l'on ne possède en français depuis la revue de **de Beauchamp** (1906) que des indications plus que sommaires sur les techniques en usage et les résultats acquis; aussi n'avons-nous pas hésité à accéder à l'invitation qui nous fut faite de traduire et de résumer la belle revue de **von Möllendorff**; nous renverrons le lecteur à l'original et au commentaire que nous en avons fait (1927 a) nous contentant ici de rappeler certains points importants pour notre démonstration ultérieure.

II. — ACTION DES COLORANTS VITAUX SUR LE CYTOPLASME

Nous envisagerons à la fois l'action des colorants vitaux proprement dits, qui sont susceptibles de colorer les tissus et les cellules d'un *animal vivant* et celle des colorants postvitaux qui permettent de colorer les tissus et les cellules *extraits d'un animal vivant*. La caractéristique primordiale d'une coloration vitale est l'accumulation, l'emménagement du colorant. (« *Speicherung* » des auteurs allemands). **G. Schmidt** (1906) a montré par exemple, que le Bleu de Méthylène se trouvait en concentration 200 fois plus forte sur les « granula » de la cellule que dans le milieu ambiant. Les propriétés électrochimiques des colorants joueraient un grand rôle dans cette accumulation (**De Beauchamp**, 1909); la charge électrique de la molécule colorante entre en jeu au premier chef, aussi les colorants acides sont-ils soumis à d'autres lois que les colorants basiques. C'est ainsi qu'il ressort des travaux de nombreux auteurs qu'il existe fort peu de cellules incolores par les « bons » colorants basiques (rouge neutre, bleu de Méthylène, bleu de Nil, bleu de Crésyl, violet de Crésyl, etc.) alors qu'un très petit nombre de cellules seulement sont colorables par les colorants acides les meilleurs (bleu Trypan, bleu Pyrrol, etc.); les premiers agissent aussi bien vitalement que postvitalement, les seconds au contraire ne seraient jamais accumulés postvitalement. Les colorants basiques colorent, ainsi que l'affirme la majorité des auteurs, des éléments préexistants de la cellule. Les colorants acides seraient précipités en tant

que tels dans le cytoplasme sans contracter de liaison avec aucun des constituants cellulaires (von Möllendorff, 1915).

a) ACCUMULATION DES COLORANTS ACIDES.

Une cellule qui a emmagasiné un colorant acide offre une image typique selon la forme qu'elle présente et l'espèce à laquelle elle appartient; dans tous les cas, les inclusions laissent le noyau incolore. Ces inclusions affectent l'aspect de gouttelettes transparentes, de vacuoles; on observe parfois dans ces vacuoles de fins précipités. Lorsque l'apport de colorant a été considérable, on trouve à la place des vacuoles, des grains sombres, anguleux, plus ou moins hérissés de pointes. Y a-t-il une liaison quelconque du colorant acide avec un élément cellulaire préexistant? Plusieurs cytologistes l'affirment. **Tschaschin** (1912) étudiant certaines cellules conjonctives (histiocytes), affirme que leurs plastosomes sont colorés par le colorant acide. Plus récemment **Steckelmacher** (1920) pense aussi que le chondriome participe à l'accumulation des colorants acides dans le rein. **Suzuki** et surtout **von Möllendorff** (1925) sont formels. L'accumulation des colorants acides dans le cytoplasme se fait sans intervention d'éléments figurés de ce dernier. Il y a formation de vacuoles qui, par concentration de leur contenu, peuvent donner des « granula ». Cependant **G. Levi** (1925) pense que le bleu Trypan, le bleu d'Isamine, le bleu Pyrrol peuvent colorer vitalement les éléments du chondriome.

Certaines expériences militent néanmoins en faveur de l'opinion de **von Möllendorff**; c'est ainsi que si l'on injecte un colorant basique à un animal préalablement coloré par un colorant acide, le colorant basique se trouve accumulé sur le granulum acide et l'on assiste à des précipitations souvent intenses, tandis que si l'on fait l'expérience inverse : injection d'un colorant acide après accumulation de colorant basique, celui-ci ne fixe pas l'acide. Cette expérience prouve la différence fondamentale qui sépare un colorant basique, lié par une combinaison chimique à un granulum préexistant de la cellule, d'un colorant acide simplement accumulé par la cellule sans qu'intervienne aucun organite préexistant et aucune modification chimique. **W. Schulemann** (1914-1917) est, comme **von Möllendorff**, d'avis

qu'il ne doit point y avoir de substance préexistante au granulum acide, substance ayant pu adsorber le colorant; il le prouve par une expérience élégante basée sur l'observation de phénomènes de métachromasie, *in vivo et in vitro* : un hydrosol d'or rouge est accumulé dans l'organisme sous forme de grains bleus; ce changement de couleur se produit dans les « granules » assez avancés et succède à un stade de vacuoles rouges dans lesquelles s'agitent de petits grains bleus. Or s'il s'agissait de phénomènes d'adsorption, il ne devrait jamais y avoir que des grains rouges ainsi qu'on l'observe en mettant en présence de l'or colloïdal et une suspension d'argile. Les résultats sont analogues pour toute une série de colorants métachromatiques, en particulier pour la congorubine. Ces recherches ont été vérifiées et entièrement confirmées par **W. Ostwald** qui a montré que de tels phénomènes de métachromasie reposaient sur une diminution de la dispersité : la congorubine donne un précipité bleu avec toute substance capable de diminuer sa dispersité; c'est le cas des électrolytes. Il semble que cette explication soit valable pour la précipitation ou plutôt la floculation intracellulaire d'un colorant acide. **Von Möllendorff** (1918) a pu obtenir *in vivo*, dans des vacuoles renfermant un colorant acide, des floculations par addition d'électrolytes au milieu ambiant.

Dans tous les cas, les importants travaux de **Ribbert** (1904), **Galeotti**, **Bouffard**, **Goldmann**, d'**Aschoff** et de ses collaborateurs (**Kiyono**, **Nakanoin**), de **von Möllendorff**, etc. nous ont appris que l'accumulation des colorants vitaux acides ne se faisait qu'au sein d'espèces cellulaires particulières (système réticulo-endothélial, foie, rein), ce qui restreint singulièrement leur utilité comme moyen d'investigation cytologique.

b) ACCUMULATION DES COLORANTS BASIQUES.

Lorsque l'on examine une cellule colorée par les colorants basiques on remarque au premier coup d'œil une certaine similitude entre les images ainsi obtenues et celles fournies par les colorants acides. En réalité, d'après **von Möllendorff** (1920), de grandes différences les séparent dans le déterminisme, dans le mécanisme, dans le résultat même de la coloration. Tout d'abord, rappelons-le, il n'existe que

fort peu de cellules qui ne soient pas colorables par les colorants basiques. D'autre part, la coloration vitale par un colorant basique réclame, d'après la majorité des auteurs, un substratum morphologique : *vacuoles* chez les Protozoaires (**Prowazek**, **Nirenstein**), « *granula* » chez les Métazoaires (**Ehrlich**, **C. Schultze**, **S. Mayer**, **G. Galeotti**, **A. Fischel**, **J. Arnold**, **B. Solger**, etc.) ou mitochondries dans le cas de certains colorants spéciaux (vert Janus, violet Dahlia, violet de Méthyle 5 B).

Certains auteurs nient cependant l'existence des « granula » et pensent qu'il s'agit d'artefacts. C'est le cas de **Heidenhain** (1908), par exemple, qui critique fortement la conception des « granula » et fait remarquer que ces formations, visibles à l'aide des colorants vitaux, ne peuvent être retrouvées dans les cellules lorsque l'on utilise les techniques histologiques ordinaires. Il pense donc que, lors de l'introduction de ces substances étrangères dans le cytoplasme, ce dernier réagit vis-à-vis de ces substances par un véritable processus de « sécrétion interne » aboutissant à la néoformation de vacuoles où le colorant peut être précipité. De même, **Teichmann**, dès 1891, avait mis en doute l'existence réelle des granula que **Schultze** (1887) avait décrits dans les cellules intestinales de têtards, grâce à des colorations vitales au bleu de Méthylène. Il admettait que l'apport de colorant amène dans le cytoplasme des changements pathologiques, une véritable désagrégation locale, une mort partielle; les parties mortes fixeraient à partir de ce moment le colorant.

Malgré ces critiques, la grande majorité des auteurs se prononce en faveur de la préexistence des « granula » et plusieurs leur attribuent un rôle considérable dans la vie de la cellule; c'est le cas de **Fischel** (1901), de **C. de St Hilaire** (1904) et surtout d'**Arnold**. Ce savant, au cours d'une longue série de travaux (1875-1914), défend cette conception que les granula cellulaires ou « plasmosomes » sont des organites actifs dans le métabolisme cellulaire et qu'ils interviennent dans la formation ou l'accumulation de graisse, de glycogène, de calcium, etc... L'exagération manifeste d'une telle conception et le peu de clarté qui résulte des rapprochements effectués par **Arnold** entre ses plasmosomes, les mitochondries, les granula d'**Altmann** et l'appareil de Golgi font que l'on a généralement attaché peu de crédit à sa théorie

Von Möllendorff (1920), qui croit à la préexistence des granula, rappelle à ce propos qu'un certain nombre de granula glandulaires dont la préexistence dans la cellule ne peut faire de doute se colorent par les colorants basiques; c'est le cas des grains de mucine (**Fischel**, 1901), de quelques grains de sécrétion du pancréas (**Michaelis**, 1900; **Bensley**, 1911), etc.

De plus, ce savant a observé dans des embryons de Batraciens la coloration des plaquettes vitellines par les colorants basiques et la naissance progressive de granula aux dépens de ces plaquettes. Cette apparition de granula dans des cellules embryonnaires aux dépens du matériel vitellin a été observée également par **Graeper** (1911) sur des embryons de poulet. **Von Möllendorff** en conclut que, loin de jouer un rôle actif dans le métabolisme cellulaire, les granula en sont plutôt un résidu, un produit de dégradation. Dans tous les cas, les granula sont des inclusions du cytoplasme, le plus souvent sphériques, qui n'ont rien de commun avec les plastosomes; ces inclusions présentent un contenu fluide qui représente le plus souvent une solution de substances organiques colloïdales (protéides, hydrates de carbone, peut-être aussi acides gras). Le contenu est bien, dans la majorité des cas, fluide ainsi que le prouvent les mouvements browniens que l'on y observe fréquemment; les granula sont donc des gouttes de substances aqueuses non miscibles avec le reste du cytoplasme, qui peuvent naturellement se concentrer en grains plus ou moins solides (**Von Möllendorff**, 1918, p. 540). La coloration vitale par les différents colorants basiques donne avec ces formations une réaction particulièrement uniforme. Chaque formation est en effet à tel ou tel degré colorable et ceci avec n'importe quel colorant; une formation difficile à colorer avec un colorant déterminé est difficile à colorer avec n'importe quel autre.

L'on a vu combien l'expérience qui consiste à injecter un colorant basique à la suite d'un colorant acide milite en faveur de la préexistence de granula acides dans le cytoplasme. L'observation des phénomènes qui accompagnent la coloration du granulum acide par le colorant basique a permis à **von Möllendorff** et **E. Hertzsfield** (1917) de préciser le mécanisme et les stades d'une telle coloration et d'étendre les résultats, obtenus ainsi sur des granula

artificiels, aux granula existant naturellement dans le cytoplasme. On remarque à vrai dire deux catégories de processus selon que le colorant basique reste à la surface du granulum acide ou qu'il pénètre à son intérieur. Lorsqu'il y pénètre, deux sous-cas peuvent se présenter (fig. II) : *a*) Si la couleur basique pénètre lentement, à faible concentration, il y a d'abord mélange homogène (a^1); puis, par nouvel apport de colorant, se produit un précipité d'abord partiel (a^2), puis total (a^3) du produit de la réaction.

b) Si l'apport de colorant basique est brutal et, si d'autre part, le granulum acide est assez concentré, il se produit un précipité périphérique (b^1) (« Randfällung »); puis le colorant basique se dissout secondairement dans le contenu du granulum acide et l'évo-

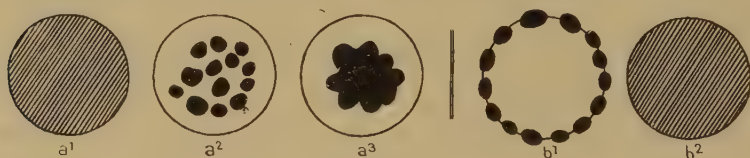


FIG. II. — Schéma de l'action d'un colorant basique sur un « granulum » qu'il peut pénétrer (d'après von Möllendorff).

lution peut alors se poursuivre de la même façon que dans le cas *a*) s'il y a nouvel apport de colorant.

D'autre part, lorsque le colorant basique ne peut pénétrer le grain, il se trouve précipité à sa surface.

L'explication de ces phénomènes peut être recherchée, ainsi que l'a fait dès 1906 de **Beauchamp** dans son article sur les colorations vitales, dans l'action des charges électriques des différents colorants vitaux, et aussi dans l'action des électrolytes sur ces colorants. C'est ce qu'a fait également **von Möllendorff** en montrant les analogies frappantes qui existent entre les floculations de colorants ou de substances colloïdales *in vitro*, étudiées par **Biltz**, **Pelet-Jolivet**, **Zsigmondy**, **Schulemann**, **Ostwald**, **Teague** et **Buxton**, etc., et les phénomènes qu'il observe *in vivo* au niveau des granula cellulaires. Nous renvoyons le lecteur à sa revue générale et à l'analyse que nous en avons donnée.

Mais les faits que nous venons de mentionner s'appliquent tous à la coloration vitale « granulaire »; or, nous avons au début de

ce chapitre fait allusion à l'action de certains colorants basiques sur les mitochondries. Les résultats de **von La Valette St George**, de **Pictet**, de **Henneguy**, de **Renaut**, de **Michaelis**, de **Laguesse**, de **Fauré-Fremiet**, de **Bensley**, de **Cowdry**, des **Lewis**, de **Turchini**, etc., ont démontré que certains colorants basiques spéciaux : violet de Méthyle 5 B, violet Dahlia, vert Janus, et parfois bleu de Méthylène sont susceptibles de mettre en évidence post-vitalement le chondriome. On sait que les belles observations de **Guilliermond** sur la cellule végétale ont permis la généralisation de ce phénomène. Ces observateurs ont pu, de plus, démontrer que jamais le chondriome n'est colorable par d'autres colorants basiques que ceux que nous venons de citer; à part quelques observations aberrantes et du reste assez suspectes, la majorité des auteurs est d'accord pour admettre que *jamais le rouge neutre, par exemple, ne s'est montré capable de démontrer le chondriome*. Ils tendent à admettre en outre la spécificité de plusieurs de ces colorants, en particulier du vert Janus vis-à-vis du chondriome. C'est ainsi que **Michaelis**, **Laguesse**, **Laguesse et Debeyre**, s'appuient sur cette spécificité pour justifier des images de transition qu'ils observent entre les grains de sécrétion d'une part et le chondriome d'autre part, apportant ainsi un argument supplémentaire à la théorie de la transformation des éléments du chondriome en produits de sécrétion.

En résumé, l'on voit que les colorations vitales nous ont apporté une foule de documents morphologiques et physiologiques sur le cytoplasme qu'on ne saurait négliger et de l'importance desquels on peut juger à la lecture de la revue générale de **von Möllendorff**; il n'en existe encore pas moins actuellement aux dires mêmes de ce spécialiste, une certaine confusion, textuellement : « Die grosse Verwirrung die in diesen Fragen auch heute noch selbst unter den Spezialisten auf diesem Gebiete herrscht, geht aus der Fülle der verschiedenen Benennungen hervor, die selbst identischen Gebilden von verschiedenen Untersuchern gegeben worden sind. »

B. — TRAVAUX ANTÉRIEURS PERSONNELS OU EN COLLABORATION; CONFIRMATIONS ET CRITIQUES

GLANDES SALIVAIRES DES LARVES DE CHIRONOME.

La larve du Chironome est une larve bien connue de tous (« Ver de vase, Ver rouge » *vulgo*) qu'il est très facile de se procurer et que l'on peut, avec certaines précautions, élever et conserver jusqu'à la métamorphose (Cf. Mlle **M. Comas**, *Soc. Zool. de France*, 1927). Les cellules des glandes salivaires de ces larves sont énormes et possèdent un noyau dont le volume, la transparence et la structure particulière ont été signalés par **Balbani**. Ce noyau a fait l'objet de nombreuses recherches de la part des cytologistes (**Balbani**, **Carnoy**, **H. Fol**, **Korschelt**, **A. van Herwerden**, **Erhard**, etc...); il est devenu un matériel classique et la manipulation d'extraction des glandes suivie de l'examen vital ou post-vital du noyau, avec coloration au vert de Méthyle, fait partie du programme élémentaire de tout laboratoire de biologie (Cf. **Bertin et Boisselier**; *Manipulations zoologiques*, 1926).

Or, les cytologistes, littéralement hypnotisés par le noyau, semblent avoir négligé l'étude du protoplasme, pourtant remarquablement transparent, de cellules dont la taille dépasse souvent 200 μ . Aussi, avons-nous engagé J. Painlevé à entreprendre avec nous une étude morphologique et expérimentale de ce cytoplasme, *sans aucune idée préconçue* sur la nature et la fonction des éléments que nous pouvions y rencontrer, comptant tirer des seuls faits expérimentaux un enseignement et des conclusions. De ces faits, jaillit la lumineuse évidence qu'il n'y a pas deux Cytologies, l'une végétale, avec vacuoles, l'autre animale, sans vacuoles.

I. — Observations vitales.

Les premières observations que nous avons faites avec **J. Painlevé** ont été publiées à leur heure (1924 *a* et *b*); nous croyons cependant devoir y revenir en raison des compléments importants qu'un travail personnel de trois années leur a apportés.

Les glandes salivaires de la larve du Chironome¹ se présentent sous la forme de deux petits sacs allongés et assez aplatis, constitués par 30 à 40 cellules disposées en une assise unique autour d'une chambre excrétrice commune (fig. III et VI, *ch*); cette

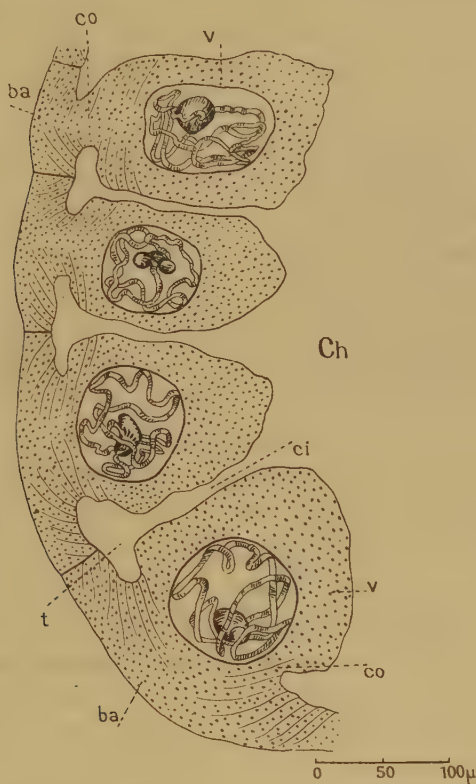


FIG. III. — Portion de glande salivaire de larve de Chironome (adapté de H. Fol)

ba : base de la cellule; *co* : collet; *v* : ventre de la cellule; *Ch* : chambre excrétrice; *ci* : capillaire intercellulaire; *t* : sa bifurcation en T.

chambre est munie d'un long tube capillaire excréteur (fig. VI, *cap*) fonctionnant comme une filière.

Les cellules ont une forme curieuse (fig. III et V) que nous

1. Il est à noter que ces glandes salivaires ne sécrètent aucun suc digestif, et que la « salive » est en réalité une sorte de soie dont les fils servent à la construction du tube de la larve. Ce tube agglomère par sa face externe un certain nombre de matériaux étrangers (vase, détritits, brindilles etc....); la larve ne sécrète son fil qu'en présence de ces matériaux (cf. page 105).

comparerons pour la commodité de la description à celle d'un « as de pique » dont la pointe aurait été fortement émoussée et se trouverait tournée du côté de la chambre excrétrice. Le « ventre » (fig. III, *v*) de la cellule est occupé par l'énorme noyau; il est, comme la pointe, libre dans la chambre excrétrice, de sorte que celle-ci (*Ch*) envoie entre deux cellules contiguës un diverticule ou « capillaire intercellulaire » (*ci*).

L'ensemble des diverticules affecte donc une disposition radiaire par rapport à la chambre centrale (fig. VI; stade 8); mais chaque diverticule, au lieu de se terminer simplement en cul-de-sac, se bifurque en T (fig. III, *t*) et chaque demi-branche transversale du T repousse assez profondément le corps cellulaire à ce niveau. Celui-ci présente donc au-dessous de ce que nous avons appelé le ventre, un collet (*co*) souvent très rétréci; à ce collet fait suite une base élargie (*ba*) qui seule entre en contact avec la base correspondante des cellules voisines.

Ces glandes peuvent être observées dans d'excellentes conditions, après extraction, si l'on a pris la précaution de les mettre en goutte pendante dans le sang même de la larve; mais il est possible de découvrir dans les élevages des individus suffisamment dépigmentés¹ pour permettre une observation absolument vitale qui ne lèse que fort peu l'animal, qui peut se poursuivre au jour le jour sur le même sujet et dans des conditions expérimentales variées.

L'examen vital montre (fig. IV A) dès l'abord l'existence d'une couche superficielle extrêmement dense de chondriocotes réfringents, courts, le plus souvent en haltères; ils sont disposés parallèlement les uns aux autres à la façon des formes moyennes de bacilles diphtériques, c'est-à-dire avec l'aspect « en palissade » que l'on a coutume de considérer comme classique pour ces bactéries.

Comme dans ce cas, d'ailleurs, les groupes « en palissade » n'ont pas tous la même orientation. De plus, il ne s'agit pas évidemment d'une seule strate de chondriocotes mais d'un feutrage d'une

1. Il s'agit souvent d'individus parasités, soit par des Nématodes (*Mermis*) soit par des Infusoires (*Glaucoma*). Ils ne renferment alors que très peu ou pas d'hémoglobine.

certaine épaisseur. Dans la profondeur cependant quelques chondriocotes seulement s'aventurent, mais toujours en nombre restreint. Si les conditions d'examen en goutte pendante deviennent pour une raison ou pour une autre défectueuses, on peut observer (fig. IV B) certaines altérations ou plutôt une véritable gamme d'altérations absolument caractéristique; la gamme est naturellement parcourue plus ou moins vite selon le caractère plus ou moins nocif des agents en cause. Tout d'abord, les chondriocotes ont tendance à s'égréner, à prendre la forme de larmes ou de granules isolés ou en chaînettes courtes; ou bien la forme en haltère s'accroît, la barre diminuant au profit des boules; ou bien encore, l'haltère gonfle en acquérant un double contour net. Dans tous les cas, au bout d'un certain temps, tous les éléments, sans exception, qu'il s'agisse de larmes, de granules ou d'haltères, se transforment en vésicules à contour nettement délimité,

réfringent et à centre clair. Ces vésicules grossissent jusqu'à se toucher les unes les autres en donnant au cytoplasme un aspect régulièrement alvéolaire. Le chondriome que nous venons de décrire se colore rapidement et admirablement par le vert Janus en solution dans le liquide de Ringer ou dans le sang de la larve; au cours des altérations qui se produisent ultérieurement et d'ailleurs assez tardivement, on peut observer une gamme analogue à celle déjà figurée ci-dessus. Il est à noter cependant qu'avant d'atteindre le stade ultime de « cavulation », certaines vésicules montrent un contour fortement coloré avec un centre presque complètement incolore; il arrive même que des figures d'« haltères

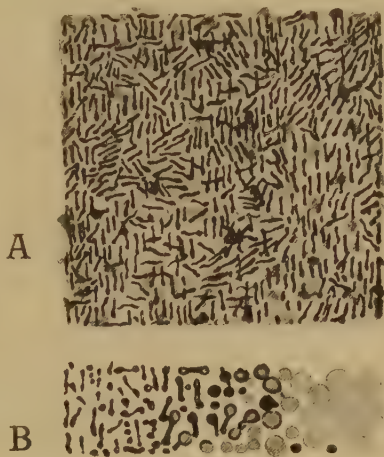


FIG. IV. — Chondriome des cellules des glandes salivaires du Chironome examiné vitalement.

A chondriome normal. B chondriome altéré; on voit de gauche à droite les aspects successifs en granules, en chaînettes, etc., qu'il peut prendre

gonflées » signalées précédemment présentent un contour nettement tracé en vert alors que l'intérieur est pratiquement incolore. On a l'impression, dans ce cas comme dans beaucoup d'autres signalés antérieurement par certains auteurs, qu'il se produit une véritable séparation de deux constituants mitochondriaux. La coloration post-vitale au violet Dahlia réussit aussi parfois, sans être cependant aussi démonstrative que celle obtenue à l'aide du vert Janus. Enfin il arrive, dans des conditions que nous aurons l'occasion de préciser dans la suite, que le bleu de Méthylène employé post-vitalement colore aussi le chondriome. *Le rouge neutre, lui, laisse absolument incolores les éléments du chondriome, qu'ils soient intacts ou altérés.*

L'examen vital montre en outre, à un niveau inférieur à la couche des chondriocontes, des éléments généralement peu réfringents, le plus souvent sphériques, qui paraissent remplis d'une substance différente par sa constitution et son état physique du reste du cytoplasme. Ces éléments sont répartis dans toute la cellule; toutes les cellules d'une même glande en renferment, l'aspect, le volume et la répartition étant sensiblement les mêmes de cellule à cellule. Mais, fait important, ces derniers caractères sont éminemment sujets à varier de glande à glande. Continuons néanmoins à décrire un « type moyen ». Ces éléments se colorent par le vert Janus; lorsque la coloration mitochondriale a préalablement réussi, l'action du vert sur les éléments en question est relativement tardive et ne se produit qu'après le début de la cavulation du chondriome. Lorsque celle-ci s'est produite d'emblée, la coloration de ces éléments est quasi immédiate. Le violet Dahlia et le bleu de Méthylène les colorent également, mais l'action du rouge neutre est particulièrement élective; en effet, après un stade souvent fort court de coloration diffuse légère, on observe la localisation parfaite du colorant au niveau de ces éléments. Nous reportant aux résultats de **von Möllendorff** sur la cellule animale et à ceux de **P.-A. Dangeard**, de **P. Dangeard**, de **Guilliermond** sur la cellule végétale, nous n'avons pas hésité à conclure, avec **J. Painlevé**, à la nature vacuolaire de ces formations, conclusion que la microdissection est venue plus tard confirmer. En l'absence de tout élément de transition entre chondriome et « vacuome », en présence d'une coloration

vitale parfaitement élective de l'une des deux formations, nous nous trouvons en droit de conclure (1924 *a*), d'accord avec **Guilliermond** et son école et contrairement à **P.-A. Dangeard** et **P. Dangeard** *que vacuome et chondriome sont deux éléments morphologiques fondamentaux mais indépendants de toute cellule animale ou végétale.*

Mais y a-t-il dans la cellule du Chironome d'autres éléments cytoplasmiques que l'on doit ranger à côté de ceux que nous venons de décrire? L'examen vital, en lumière directe, en lumière oblique, en lumière polarisée, à l'aide enfin de l'appareil à fond noir, les colorations vitales, les colorations postvitales et la microdissection nous permettent de répondre catégoriquement : *non*. Le protoplasme dans lequel sont répartis vacuome et chondriome est homogène, il a la consistance et la viscosité d'un gel; cette consistance et cette viscosité sont uniformes et jamais l'aiguille de l'appareil à microdissection ne rencontre d'autre élément que le chondriome et le vacuome au sein de ce gel particulièrement homogène.

Notre description a néanmoins porté jusqu'ici sur un « type moyen » de cellule glandulaire; quel est le cycle de cette cellule? Nous avons pu le déterminer en exécutant des colorations postvitales sur des glandes d'individus variés, pris à différentes périodes ou dans des conditions expérimentales précises. C'est ainsi qu'une larve extraite de son tube et placée dans de l'eau pure reste généralement « en charge »; il faut la mettre dans de l'eau renfermant des détritits, pour la voir au bout d'un temps variable sécréter son fil, et après quelques tâtonnements, construire un nouveau tube. Nous avons d'autre part, connaissant ce comportement, coloré vitalement des larves par un séjour dans une solution diluée de Rouge neutre, nous avons ensuite extrait leurs glandes, soit au stade « en charge », soit après sécrétion. Nous avons enfin suivi des individus dépigmentés sans les tuer, soit après, soit sans coloration vitale au rouge neutre, en les mettant dans les conditions précitées. C'est là l'examen vital idéal, celui qui nous donne l'absolue certitude que nous n'avons pas mis bout à bout, en série, des aspects morphologiques choisis arbitrairement; c'est lui, la meilleure garantie de l'authenticité d'un cycle, puisque nous suivons ce cycle et que nous ne le

reconstituons pas pièce à pièce au gré de notre tournure d'esprit ou de la fantaisie du moment.

Ce cycle peut être schématiquement divisé en 8 stades¹ (fig. V).

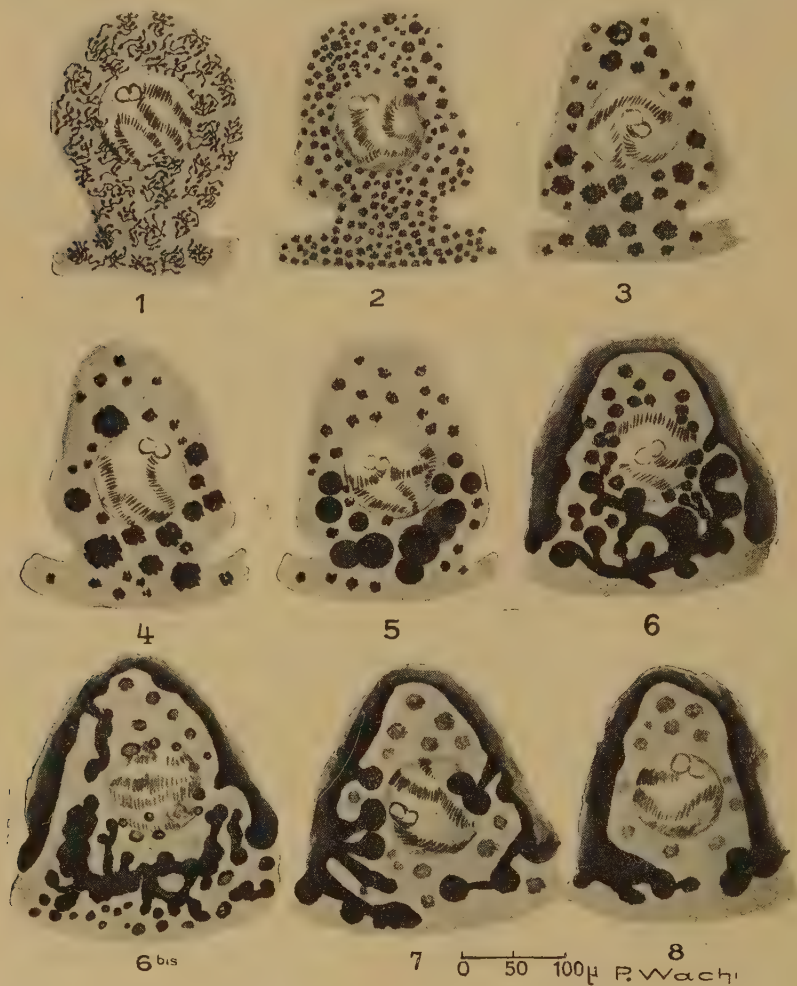


FIG. V. — Évolution vitale d'une cellule des glandes salivaires de la larve du Chironome; les numéros des cellules correspondent aux stades décrits dans le texte. Le numéro 6 bis est le résultat d'une imprégnation métallique.

Stade 1). — L'excrétion a eu lieu antérieurement; la cellule a ten-

1. La classification antérieure (Parat et Painlevé 1924 b) doit être abandonnée au profit de celle-ci.

dance à se gonfler légèrement et, comprimée jusque-là par le produit d'excrétion, à reprendre un *habitus* voisin du type moyen que nous avons décrit. Le cytoplasme est traversé par des filaments variqueux, courts et souvent anastomosés entre eux, colorables de façon homogène par le rouge neutre, ou constitués de petites vacuoles placées bout à bout et s'ouvrant plus ou moins les unes dans les autres. De petites vacuoles isolées existent aussi, éparses dans le cytoplasme. L'ensemble affecte l'allure générale d'un gigantesque réseau étendu à tout le cytoplasme, analogue au réseau des cellules végétales mais constitué cependant d'éléments plus individualisés, plus irréguliers aussi, plus courts et plus variqueux. La microdissection à ce stade nous apprend qu'il ne s'agit pas d'une substance rigide; nous avons à faire au contraire à des canalicules renfermant une substance beaucoup plus fluide que le reste du cytoplasme.

Stade 2. — C'est là le « type moyen ». Des vacuoles moyennes nombreuses, égales, à contenu homogène ou faiblement granuleux sont réparties régulièrement dans tout le cytoplasme à la place du réseau du stade 1; elles résultent d'un apport considérable de substance à ce dernier qui s'est gonflé et résolu en éléments souvent très irréguliers mais d'une façon générale sensiblement sphériques.

Stade 3. — Certaines vacuoles paraissent avoir nettement augmenté de taille; elles ont un volume double ou triple du volume initial; elles sont réparties encore assez régulièrement dans le cytoplasme mais sont beaucoup moins nombreuses que les vacuoles moyennes, témoins du stade précédent, qui les entourent.

Stade 4. — Il s'agit maintenant de grosses vacuoles; elles manifestent une tendance évidente à s'accumuler tout autour du noyau, mais principalement au-dessous de ce dernier, juste au-dessus du collet de la cellule, cette limite inférieure n'étant du reste pas absolue. Leur contenu est souvent peu homogène et précipite très facilement avec le rouge neutre, ce qui contribue à leur donner un aspect mûriforme.

Stade 5. — Le contenu des grosses vacuoles a subi une forte condensation; il s'agit réellement à ce stade de *grains de sécrétion*.

Cette condensation n'est cependant jamais assez forte pour donner à ces grains la consistance des grains de sécrétion du pancréas par exemple; ils offrent cependant une certaine résistance à l'aiguille de microdissection. Ils sont parfaitement homogènes à l'examen vital, ils le sont aussi lorsque la larve a été colorée vitalement au rouge neutre à partir du stade 1; ils apparaissent alors comme des boules uniformément colorées en rouge. L'action post-vitale du colorant a tendance au contraire à les désagréger, en créant des aspects artificiels.

Stade 6. — On est frappé à ce stade par un phénomène fort beau à saisir sur le vif : c'est un véritable mouvement de fluidification qui s'étend, qui gagne, qui progresse, qui aboutit à la fusion des grains de sécrétion entre eux; ils confluent ainsi en un volumineux réseau aux branches trapues, occupant surtout la région sus-jacente au collet de la cellule. Ce réseau est *exclusivement intracellulaire*.

Stade 7. — Le réseau s'abouche avec les capillaires intercellulaires et y déverse son contenu (fig. V et VI). Des vacuoles isolées peuvent d'ailleurs s'aboucher directement dans le capillaire et contribuer ainsi à l'excrétion. De telles vacuoles qui ne se sont pas mises en rapport avec le réseau peuvent aussi confluer deux à deux ou trois à trois en donnant naissance à d'élégantes formations réticulaires intracellulaires d'abord, en connexion avec le capillaire intercellulaire ensuite.

Stade 8. — L'appareil réticulaire a disparu; les capillaires intercellulaires, la chambre excrétrice sont gonflés (fig. VI) du produit de sécrétion accumulé et qui ne s'évacue que lentement par la filière (*cap*). Quelques vacuoles retardataires peuvent encore se déverser dans la lumière, mais elles sont rares. Les cellules, quelque peu comprimées par le produit de sécrétion, quelque peu déformées, montrent de fines vacuoles qui amorcent le stade suivant, début de la mise en charge.

Ainsi donc, formation de grains de sécrétion, expulsion de produits de sécrétion par un mécanisme physico-chimique probable de condensation puis de fluidification au sein de vacuoles cytoplasmiques sans intervention morphologique directe du chondriome ou de tout élément cellulaire autre que le *vacuome*, tels sont les résultats fondamentaux de nos examens vitaux.

II. — *Techniques mitochondriales.*

Les résultats fournis par ces techniques sur la morphologie et la répartition du chondriome sont en accord avec ceux apportés

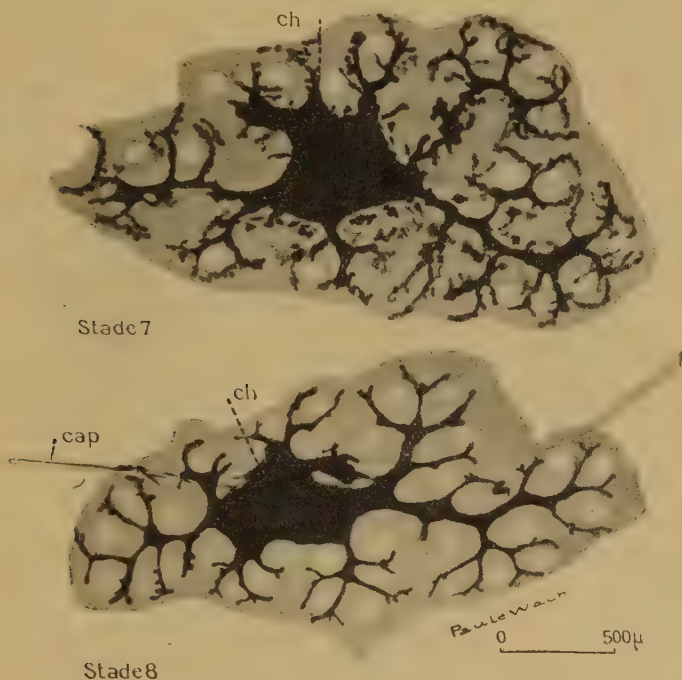


FIG. VI. — Deux aspects de la glande salivaire entière, au stade 7 et au stade 8.

Cap, capillaire excréteur; *Ch*, chambre excrétrice.

par les examens vitaux, mais on peut constater, même avec les meilleurs fixateurs, combien sont fréquentes les altérations : formes granulaires, formes en raquette, vésicules claires à croissant chromophile, etc.

Au stade 5, on observe de gros grains de sécrétion envacuolés, assez fortement fuchsinophiles, accumulés souvent au-dessus du collet des cellules.

III. — *Techniques microchimiques.*

L'un des résultats les plus nets est celui que fournissent les techniques de Dietrich et de Ciaccio; elles permettent en effet de retrouver le chondriome, et d'observer, réservés en clair, les éléments vacuolaires. Il est parfaitement impossible de déceler aucun lipoïde à leur intérieur; les techniques des graisses, y compris la technique vitale du « nadi » (Zweibaum) donnent également des résultats négatifs. Il est également impossible de démontrer l'existence de deux substances entrant dans la composition de l'élément vacuolaire, il n'y a nulle « Apparathülle », il y a encore moins de *dictyosome* ceignant un contenu clair ou *archoplasme*. On observe seulement que les lipoides ont une tendance à s'accumuler, mais de façon absolument diffuse et par transitions graduelles, autour de chaque élément vacuolaire.

IV. — *Techniques de mise en évidence de l'appareil de Golgi.*

Toutes les techniques utilisées nous ont donné des résultats concordants; celles à l'argent ont été cependant les plus constantes et les plus fidèles. Nous envisagerons les stades glandulaires les plus intéressants, c'est-à-dire les stades 1, 2, 3, 4, et 6.

Stade 1. — Les cellules ont, comme sur le vivant à ce stade, une apparence lagéniforme (fig. VII). Le fond du cytoplasme n'est pas imprégné, sauf par l'osmium qui lui donnent une teinte grise uniforme. Mais on observe, électivement coloré par l'imprégnation, un système de canalicules répartis dans toute la cellule; chaque canalicule est un petit boyau le plus souvent contourné dont l'aspect varie avec la force de l'imprégnation : une imprégnation très faible nous le montre comme rempli d'une substance finement granuleuse, surtout accumulée le long de ses parois. Nous entendons par parois ses limites objectives sans qu'il soit cependant jamais possible de distinguer une vraie membrane. Une imprégnation plus forte nous le montre plein d'une substance fortement argentophile qui le dilate par places en lui imposant un aspect variqueux; on dirait souvent une série de boules réunies par des filaments plus pâles et plus fins. D'ailleurs on observe quelquefois de telles boules isolées, ou en chaî-

nettes. Ces canalicules manifestent une tendance nette à s'anastomoser avec leurs voisins sans qu'on puisse cependant parler d'un véritable réseau continu; on a plutôt l'impression (fig. VII) que ces canalicules se rassemblent en petits systèmes lesquels se rangent concentriquement par rapport au noyau. Ils occupent absolument

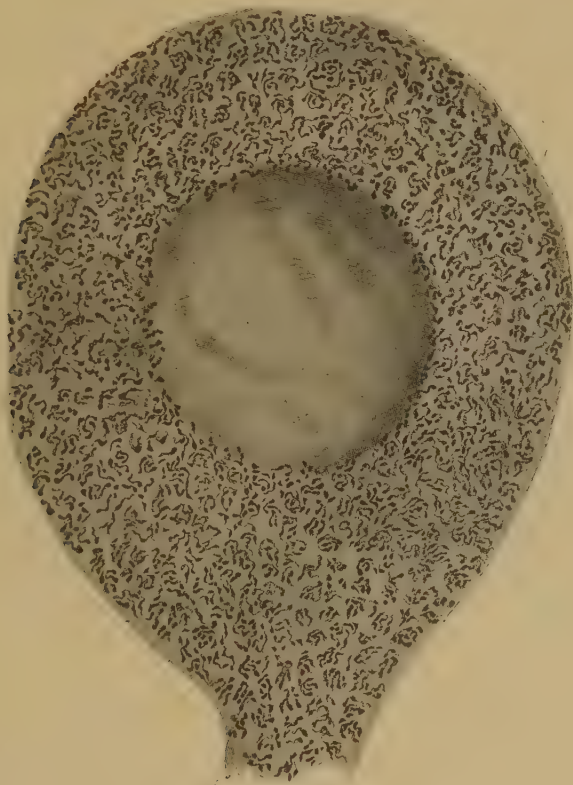


FIG. VII. — Une cellule de glande salivaire de Chironome au stade 1, imprégnée par la technique de Da Fano.

tout le cytoplasme, à l'exception d'une croûte périphérique correspondant à la zone du chondriome, lequel n'est généralement pas imprégné. On voit par cette description qu'à ce stade l'appareil de Golgi de cette cellule se rapproche par beaucoup de caractères des appareils réticulés les plus classiques; on note seulement une tendance à la fragmentation du réseau en groupes; cette fragmentation est

d'ailleurs classiquement admise (« tipo reticular fragmentado en islotes » de **Cajal**).

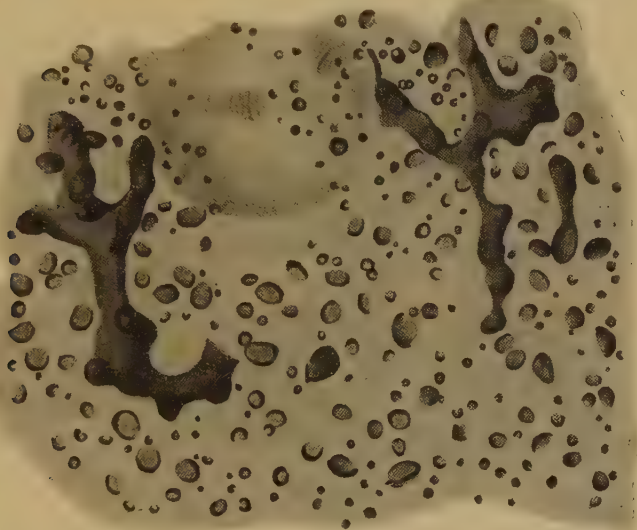
Stade 2. — Il n'y a presque plus trace de réseau; le cytoplasme est occupé par un nombre considérable de formations plus ou moins sphériques, totalement imprégnées par les agents métalliques ou montrant seulement un contenu granuleux; quelques-unes d'entre elles sont encore réunies par des filaments grêles et peu colorés. On a nettement l'impression que les varicosités du stade précédent se sont, dans l'ensemble, délivrées de leurs attaches et de leurs connexions; mais la disposition concentrique par rapport au noyau s'est accentuée. Insistons cependant sur le fait qu'à ce stade encore les éléments individualisés ne sont pas parfaitement sphériques, que, parmi eux, de très nombreux sont irréguliers et qu'il existe des formes de transition indéniables entre les éléments du stade précédent et ceux que nous venons de décrire.

Stade 4. — Notre description portera plutôt à vrai dire sur un stade intermédiaire entre le stade 4 et le stade 5, à une période où les éléments de Golgi jusque-là encore assez irréguliers et de contenu plus ou moins granuleux se montrent beaucoup plus réguliers et homogènes.

Les éléments de Golgi paraissent de taille très inégale; ils sont tous nettement individualisés et sont répartis dans tout le cytoplasme mais les plus volumineux occupent presque exclusivement la région infranucléaire. Leur forme, leur comportement, leur structure sont ceux de « Corps de Golgi » absolument typiques; ils montrent en effet de façon parfaite à leur surface un croissant ou un anneau intensément coloré : le « dictyosome », la « chromophil part » des auteurs. Dans la concavité du croissant ou dans le centre de l'anneau on observe la présence d'une substance plus imprégnée que le cytoplasme en général, mais beaucoup moins fortement colorée que la substance chromophile : c'est là sans aucun doute possible l'« archoplasme », l'« Apparatinhalt », la « chromophob part » des auteurs. Il est souvent possible d'observer une « Apparathülle » plus compliquée : il n'est pas rare en effet de rencontrer plusieurs « dictyosomes » ceignant une « sphère archoplasmique » claire. Plusieurs dictyosomes bout à bout peuvent donner l'apparence de filaments; un dictyosome peut affecter la disposition d'un véri-

table anneau de Saturne autour d'une sphère chromophile. On peut aussi rencontrer des granules chromophiles, isolés à la surface d'un «archoplasme». On peut aussi en voir, accolés à des dictyosomes. Ainsi donc, à ce stade, le réseau s'est résolu en corps de Golgi classiques (fig. IX, A).

Stade 6. — La zone infranucléaire de la cellule est occupée (fig. V, 6 bis et fig. VIII) par un volumineux appareil réticulé, aux branches trapues; cet appareil a une structure canaliculaire et



Paule Wachin.

FIG. VIII. — Une cellule de la glande salivaire de la larve du Chironome, au stade 6, imprégnée par la technique de Da Fano.

La partie apicale de la cellule s'est détachée du reste; on a figuré seulement la partie basale; une portion du noyau a subsisté. Dans le cytoplasme, des corps de Golgi ou dictyosomes et le réseau volumineux caractéristique de ce stade.

extraordinairement variqueuse, les canalicules étant remplis d'une substance argentophile. Tantôt, dans les plus petites branches de l'appareil, cette substance a-t-elle été noircie dans sa totalité; tantôt, dans les plus grosses branches, s'est-elle comme rétractée et comme condensée sur les parois des canalicules en donnant à ces dernières une épaisseur artificielle, le centre du canalicule apparaissant ainsi plus clair; tantôt enfin la coagulation et l'argentation de la substance se sont-elles faites de-ci de-là, assez irrégulièrement.

Cette substance est incontestablement identique à celle qui constitue les corps de Golgi du stade précédent; d'ailleurs, les varicosités de cet appareil ne sont pas autre chose que ces mêmes corps puisqu'on les voit pour ainsi dire se déverser dans les canalicules,

ou confluer pour leur donner naissance.

Les flancs de la cellule sont occupés par des corps de Golgi aussi volumineux que ceux de la région du collet mais beaucoup moins nombreux; il est à noter que quelques-uns d'entre eux se sont fusionnés en donnant des réseaux naturellement moins importants que l'infranucléaire. Parmi eux, comme du reste aussi à la base de la cellule, il existe quelques corps de Golgi plus petits; mais c'est dans la zone apicale que ceux-ci sont le plus nombreux.

A ce stade, nous observons donc la confluence des plus gros corps de Golgi en un grand appareil réticulé dont la disposition et la structure sont identiques à celles d'autres appareils figurés par de nombreux auteurs dans la littérature, disposition et structure con-

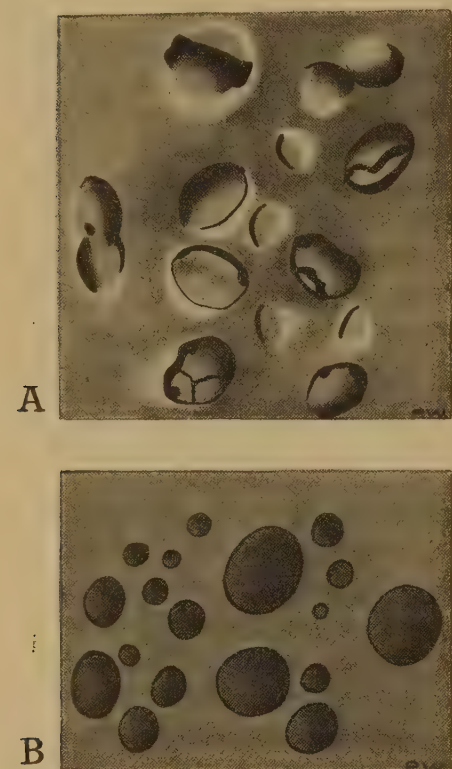


FIG. IX. — Deux fragments de glande salivaire de la larve du Chironome au stade 4-5, fixés et imprégnés par la technique de Da Fano.

A Cytoplasme insuffisamment fixé : les vacuoles imprégnées prennent un aspect de *dictyosomes*. Comparer avec la figure XLIII.

B Cytoplasme bien fixé : les vacuoles imprégnées ont sensiblement l'aspect qu'elles présentent sur le vivant.

sidérées à juste titre par certains de ces auteurs comme des preuves de la nature canaliculaire de l'appareil!

Ajoutons que cet appareil est ici tout d'abord *exclusivement intra-cellulaire*; mais aux stades suivants il vient s'aboucher dans

le capillaire intercellulaire et l'on voit la substance argentophile passer dans la lumière de ce capillaire, la remplir et remplir aussi à une époque ultérieure la cavité de la chambre excrétrice.

V. — *Confrontation des résultats des différentes techniques.*

Les descriptions que nous venons de donner ne peuvent, à notre avis, laisser aucun doute sur l'identité de l'évolution, du comportement et de la structure du vacuome d'une part et de l'appareil de Golgi d'autre part. N'avons-nous pas vu en effet dans les deux cas un fin réseau plus ou moins discontinu se résoudre en éléments de plus en plus individualisés; n'avons-nous pas vu ces éléments individualisés prendre une part primordiale dans la formation du matériel de sécrétion, puis confluer pour donner un réseau volumineux servant à l'excrétion des produits de sécrétion par abouchement secondaire dans les capillaires intercellulaires?

Une question se pose cependant : que sont ces *dictyosomes* décrits au stade 4-5 de l'appareil? A quoi correspondent-ils sur le vivant? Avant de répondre à ces questions notons encore une fois que l'objet de cette étude nous fournit un matériel de choix pour l'examen approfondi de pièces fixées : sa transparence nous permet en effet d'étudier en détail, avec le minimum d'altération, et aussi dans *leur totalité* des éléments que l'inclusion et la technique des coupes n'ont pas, comme c'est malheureusement la coutume en cytologie, réduits en tranches minces, obligeant l'observateur à décrire ce qu'il voit, dans un plan et non dans l'espace.

Or, malgré tous nos efforts et après avoir essayé tous les procédés optiques en usage, il nous a été absolument impossible de reconnaître sur le vivant l'existence de tels dictyosomes, de dictyosomes correspondant en un mot à ceux qu'ont décrits certains auteurs (**Gatenby, Bowen**) dans les cellules sexuelles. De plus, un examen attentif de nos préparations nous a montré un fait curieux et patent : dans les endroits où la fixation paraît avoir été absolument fidèle, où les éléments de Golgi et le cytoplasme paraissent avoir le moins souffert de la fixation, où l'aspect offert se rapproche au maximum des aspects vitaux, on ne peut observer ces dictyosomes; les corps de Golgi se montrent beaucoup plus fortement

colorés que le cytoplasme dans lequel ils sont plongés, mais leur teinte est uniforme (fig. IX, B), leur aspect homogène; seule une très mince ligne de précipité métallique souligne l'interface vacuole-cytoplasme. Observons au contraire les endroits à dictyosomes (fig. IX, A) : l'élément apparaît incontestablement rétracté; maintes fois le cytoplasme qui l'entoure montre, au pôle opposé au dictyosome, une lacune artificielle produite par le retrait de la soi-disant substance archoplasmique. Les aspects les plus divers de vésicules chromophobes à parois chromophiles sont observables et l'on comprend alors comment, sur des coupes, les auteurs ont pu se laisser abuser par ces aspects. Rendons cependant hommage à **Hirschler** qui a su en plusieurs endroits reconnaître la nature vésiculaire des éléments de Golgi. Dès maintenant nous tenons cependant à signaler que la plupart des éléments décrits sous le nom de dictyosomes dans les cellules sexuelles mâles n'ont rien de commun avec ceux que nous venons de décrire et que d'ailleurs ils n'ont aussi rien de commun avec l'appareil de Golgi.

Celui-ci nous paraît d'ores et déjà, à la suite de cette première confrontation, être le résultat de l'imprégnation métallique du vacuome cellulaire, que ce vacuome soit, comme dans la cellule végétale, filamenteux ou qu'il soit plus ou moins sphérique ou grossièrement canaliculaire, toutes les formes de transition pouvant exister *selon l'état physiologique de la cellule*.

Si la nature « golgienne » du réseau grêle du stade 1 et des « dictyosomes » des stades 3, 4 et 5 est incontestable, on pourrait à vrai dire chicaner sur celle du grand réseau du stade 6. C'est d'ailleurs ce qu'a fait **Nassonov** (1926 a), textuellement : « Hier kann von einem Golgi-Apparat keine Rede sein, und obgleich die Autoren von einem « très bel appareil réticulaire que nous avons eu la bonne fortune de mettre en évidence *in vivo* par le rouge neutre » sprechen, wird bei einem Forscher, der mit dem Golgi-Apparat bekannt ist, auch nicht der geringste Zweifel daran entstehen, dass es Parat und Painlevé mit einem ganz anderen Gebilde (mit typischen intercellularen secretorischen Capillaren) zu tun hatten ». Il est facile de répondre à **Nassonov** que la première qualité d'un capillaire intercellulaire est de ne pas être ... intracellulaire et exclusivement intracellulaire comme l'est pendant un temps assez long le réseau

du stade 6. En outre, il ne peut faire de doute « pour un cytologiste averti en matière d'appareil de Golgi » que **Nassonov**, (1924, fig. 25 et 29) a imprégné un appareil du même ordre. Enfin, **Brambell** (1925 a) qui est aussi un cytologiste spécialisé en la question a décrit dans l'oviducte de la Poule une véritable excrétion de l'appareil de Golgi, suivie d'une reconstitution, le tout rappelant de fort près le cas du Chironome. Nous reconnaissons cependant que ce genre d'évolution est rare et l'on verra par la suite que nous n'avons utilisé le cas que comme démonstration de ce fait fondamental : *le système vacuolaire d'une cellule est susceptible de prendre avec l'état physiologique de cette cellule des aspects variés : fin réseau, éléments isolés, réseau volumineux, tous aspects correspondant à ceux de l'appareil de Golgi, et décelables par le rouge neutre d'une part, par les imprégnations métalliques d'autre part.*

* * *

A la suite de nos recherches personnelles, ou en collaboration, divers auteurs se sont prononcés en faveur de notre conception ou contre elle. Ces auteurs peuvent se grouper en trois catégories :

1^o Ceux qui n'admettent ni l'existence du vacuome, ni par conséquent son homologation avec l'appareil de Golgi. Ce sont : **Avel** (1925) auquel nous avons antérieurement répondu (**Parat et Painlevé**, 1925 d); **Ciaccio** (1926-1928) dont nous discuterons ultérieurement (p. 329) la conception.

2^o Ceux qui reconnaissent l'existence du vacuome, mais repoussent son homologation avec l'appareil de Golgi ou ne l'admettent qu'en partie. Ce sont : **Nassonov** (1926 a) qui avait cependant fait appel antérieurement aux travaux de **Guilliermond**, en faveur de sa propre théorie sur la vacuole pulsatile des Infusoires (1924 b), **Morelle** (1925-1927), **Bowen** (1926-1927), **Voinov** (1927) et **Mme Voinov** (1927), **Rumjantzev** (1928). Cependant **Karpova** (1925) admet que l'appareil de Golgi est un complexe *dictyosome* (chondrioconte) + *vacuome*. **Hirschler** (1927-1928) et ses élèves tendent à penser que le vacuome correspond au contenu (Apparathinhalt) de l'appareil, tandis que le dictyosome en est l'enveloppe (Apparathülle); il pourrait d'ailleurs y avoir entre ces deux

constituants syntopie ou hétérotopie (**Hirschler et Hirschlerowa**, 1928).

3^o Ceux qui admettent l'existence du vacuome et son identité avec l'appareil de Golgi: **Chlopin**¹ (1924) qui est arrivé à ce résultat indépendamment de nous; **Joyet-Lavergne** (1926) qui, après l'avoir combattue (1925), s'est prononcé depuis en sa faveur; **Harvey** (1927 *b*) qui n'est pas opposé à cette identification. **Nath** (1926 *a* et *b*) et **Bhattacharya**² (1927) la reconnaissent et en développent les conséquences. **Hosselet** (1927) décrit des faits qui paraissent favorables à cette conception; certaines observations de **Poisson** (1927) paraissent également être en sa faveur. **Zweibaum et Elckner** (1926 *a* et *b*) dans deux mémoires successifs sont beaucoup plus catégoriques et enfin, deux collaborateurs du P^r Cowdry, **Covell et Scott** (1928) donnent récemment d'un travail en voie d'impression, le sommaire suivant que nous traduisons : « Des frottis de cellules des cornes ventrales de la moelle et des cellules de ganglions spinaux de Souris blanche et de jeunes Lapins, colorés vitalement par le rouge neutre, furent traités par l'acide osmique et avec l'argent, selon les méthodes employées pour la démonstration de l'appareil de Golgi.

Des cellules furent choisies et suivies au cours des étapes du traitement. (Individual cells were observed throughout the various steps in the treatment). Il fut possible de suivre directement l'imprégnation par l'argent ou l'osmium sur les grains préalablement colorés par le rouge neutre. (It was possible to follow through the actual process of the osmication and silver impregnation of individual granules which had previously been stained with neutral red). Les résultats obtenus confirment l'hypothèse avancée par Parat et ses collaborateurs que l'appareil de Golgi provient de l'imprégnation par l'argent et l'osmium de granules démontrables, d'autre part, par le rouge neutre ».

1. N. Chlopin. K voprosu o morfologii u mekhanisme priiznennoi okraski. *Izvestia Biolog. Nauchno. Issl. Inst. pri Permskom Univers.* t. III, p. 181-186 (en russe) et N. et A. Chlopin (1925) *Arch. f. exper. Zellforsch.* BdI, p. 193-250.

2. Nous citons **Bhattacharya**, bien qu'il ait été notre collaborateur, parce qu'il avait été au préalable le collaborateur de **Gatenby** et que, depuis, il a travaillé de façon indépendante.

* *

Pourtant, si dans la grande majorité des cas c'est le vacuome qui noircit, il est indubitable que parfois, ainsi que nous l'avons vu avec **J. Painlevé** (1924 c), c'est seulement la périphérie des vacuoles ou les espaces intervacuolaires qui s'imprègnent; aussi, comme l'avait fait remarquer dès 1911 **Duesberg**, *tous les appareils de Golgi de la cellule animale ne sont-ils pas équivalents*. Nous avons voulu, dans ce travail, « passer au crible » un grand nombre de ces appareils; nous avons voulu rechercher les causes des différences que l'on observe et qui sont, à notre avis, l'origine de nombre de discussions et de confusions, persuadé que nous étions de l'importance de l'examen *in vivo* et des colorations vitales pour la solution de ce problème.

* *

Nous devons au P^r Prenant, à la mémoire duquel nous adressons un souvenir ému et reconnaissant, le meilleur de notre éducation histologique et cytologique. Nous n'aurons cependant garde d'oublier que nous avons, par la suite, largement profité de l'exemple du P^r Wintrebert, si passionnément attaché à l'étude physiologique et à l'observation vitale des phénomènes biologiques et des organismes. Notre gratitude lui est acquise, non seulement pour l'influence qu'il a eue sur notre formation mais encore pour l'aide morale, pour les encouragements affectueux qu'il nous a toujours prodigués, et aussi pour l'atmosphère de cordialité, de collaboration et d'entr'aide qu'il a su créer et entretenir au laboratoire.

Nous n'aurions pu passer en revue un matériel aussi abondant et effectuer sur une aussi large échelle les comparaisons qui étaient indispensables, sans l'aide enthousiaste de nos collaborateurs : le D^r Marguerite Parat, Jean Painlevé, qui nous ont assisté dès la première heure, Bergeot, M^{lles} Bourdin, Gambier et Godin, le P^r Bhattacharya, Miss Hope Hibbard, MM. Young, Ouang, Volkonsky, Tcherniakofsky, Feyel et Favrelle; M^{lle} P. Wachi a mis bien souvent son habileté de dessinatrice à notre service avec le plus grand dévouement. Qu'ils trouvent tous dans cette citation, l'expression de nos remerciements : « Certains auteurs, parlant de

leurs ouvrages, disent : mon livre, mon commentaire, mon histoire, etc. Ils sentent leurs bourgeois qui ont pignon sur rue et toujours « chez moi » à la bouche. Ils feraient mieux de dire : notre livre, notre commentaire, notre histoire, etc., vu que d'ordinaire il y a plus en cela du bien d'autrui que du leur *. — Pascal (*Pensées*, art. XXIV; § 68).

La plus grande partie de ce matériel a été recueillie au Laboratoire maritime de Roscoff; nous remercions M. le P^r Ch. Perez de nous y avoir accueilli à plusieurs reprises et nous devons à M. Marcel Prenant, Chef de travaux, ainsi qu'à tout le personnel du Laboratoire d'avoir pu observer un grand nombre d'espèces dans les meilleures conditions de vitalité.

C. — TECHNIQUE ET MATÉRIEL.

Nous avons employé un ensemble de techniques convergentes dont nous ne donnerons ici que les détails inédits, renvoyant pour le reste aux publications originales.

I. — *Colorations vitales.*

a) *Rouge neutre.* — Nous avons toujours utilisé le rouge neutre Microcolor qui nous a paru donner les résultats les meilleurs et les plus constants; il se dissout facilement dans l'eau de source ou l'eau distillée, mais beaucoup plus difficilement dans l'eau salée physiologique, les liquides de Ringer ou de Locke ou encore dans l'eau de mer. Les solutions dans ces derniers liquides doivent être faites à chaud (30°), filtrées et conservées à l'obscurité; la concentration de 1 p. 1.000 nous a paru excellente pour les injections intrapéritonéales; elle est trop forte pour les colorations post-vitales dans lesquelles elle doit être d'environ 1 p. 10.000. Ces concentrations varient d'ailleurs avec les objets et l'on doit en réalité faire quelques essais préliminaires pour chaque nouveau matériel. Une injection de 1 centimètre cube d'une solution à 1 p. 5.000 dans le péritoine d'un *Triton marmoratus* par exemple, donnera, au bout d'un quart d'heure un résultat intéressant pour le pancréas, alors qu'il y aura surcoloration au niveau des cellules intestinales. De même pour les concentrations du colorant dans les milieux

vitaux ou pour leur temps d'action : une solution de rouge neutre de teinte pelure d'oignon dans de l'eau de source colorera rapidement des Daphnies alors qu'elle devra agir sur des Coréthres pendant un temps variant de deux à quatre jours. Aussi, aucune règle précise ne peut-elle être donnée; dans tous les cas, on rejettera toute coloration par trop violente et à plus forte raison toute coloration ayant entraîné par exemple des cristallisations au sein de vacuoles. En réalité, le *moment où les vacuoles commencent à se colorer* est plus important que la concentration du colorant employé; c'est à ce moment que doit être fait l'examen vital et non pas lorsque l'accumulation vacuolaire a déjà eu lieu. C'est dire qu'il faut soigneusement noter le temps d'apparition de la coloration et profiter des quelques instants qui suivent la *coloration diffuse primaire* (voir p. 299). On évite ainsi toute accumulation, toute néoformation de vacuoles et aussi toute action toxique. L'action nocive du rouge neutre signalée par exemple par **Avel** (1925 d) doit être interprétée comme une erreur de technique, car avec des colorations vitales bien faites, les animaux vivent tout aussi bien et tout aussi longtemps que des animaux témoins; signalons cependant qu'on doit les placer dans un endroit ni trop obscur ni trop éclairé, mais plutôt à une lumière diffuse et tamisée.

Ces conditions étant remplies, quels sont les principaux types d'images fournies par ces colorations? Les nombreuses expériences entreprises, soit *in vivo*, soit *in vitro*, le contrôle que nous a souvent donné la microdissection nous permettent de compléter les renseignements fournis à ce sujet par **von Möllendorff**.

Une vacuole à contenu très *dilué* peut se colorer de façon homogène (*vacuole plasmocrine* de **Renaut**) et ce n'est que dans le cas où l'accumulation devient par trop considérable que l'on voit apparaître des précipitations partielles ou totales (cas a^1 , a^2 , a^3 de **von Möllendorff**, voir notre fig. II).

Tout en étant très diluées, les substances colloïdales du contenu vacuolaire peuvent entraîner d'emblée la précipitation du colorant sous forme de granules agités de vifs mouvements browniens, qui, au bout d'un certain temps, « marginent » à la surface interne des vacuoles, en confluant souvent en une sorte de croissant ou de calotte, puis se dissolvent peu à peu dans le contenu vacuolaire

en lui conférant une teinte intense. Si l'accumulation continue, on aura finalement des cristaux ou des cristalloïdes, souvent en forme d'S ou de croissant à extrémités très pointues.

L'existence d'un contenu vacuolaire plus condensé peut entraîner d'emblée une coloration homogène très pâle, mais le plus souvent on observe la précipitation marginale du colorant (cas b^1 de **Möllen-dorff**; voir notre fig. II). Les « randfällungen » pourront ultérieurement se dissoudre dans le contenu vacuolaire jusque-là incolore, en le teignant de façon homogène (cas b^2 de la fig. II).

La présence au sein d'une vacuole d'un grain très fortement condensé (*vacuole rhagiocrine* de **Renaut**) permet au colorant de teindre de façon homogène la couche liquide qui entoure le grain, mais le degré de condensation de ce dernier ne lui permet pas d'être teint. L'image fournie par la coloration vacuolaire peut être alors, en coupe optique, ainsi que **Renaut** l'a parfaitement décrit, celle d'un cercle ou d'un croissant, ou d'une calotte ceignant le grain non coloré. Ultérieurement, quel que soit le degré d'accumulation, le grain restera incolore mais des précipités pourront apparaître à sa surface. Ce cas est la règle lorsque le produit vacuolaire (grain de sécrétion, vitellus, etc.) est moins acide que le liquide qui l'entoure; lorsque, au contraire, sa réaction ionique est plus acide, la partie liquide se teint la première, mais elle se décolore au profit de son contenu; ce contenu est généralement un grain de nature protéique ou plus souvent une concrétion (hépatopancreas de certains Invertébrés), qui apparaît ainsi vivement colorée au sein d'une vacuole incolore.

D'autres cas peuvent naturellement se présenter; nous cherchons ultérieurement à préciser les conditions physico-chimiques qui président à la naissance de toutes les images dont nous venons de décrire les types principaux. Il est bien entendu que la plus grande prudence doit être apportée dans leur interprétation et cette interprétation devra toujours être appuyée par les recoupements apportés par *l'examen vital sans coloration*. On vérifiera ainsi, lorsque cela est possible, l'aspect normal des vacuoles et l'on pourra aussi délimiter leur emplacement, car il doit être bien entendu que les colorants vitaux basiques, dès qu'ils s'accumulent exagérément, créent au sein du cytoplasme de nouvelles vacuoles

(*crinome* de **Chlopin**), à l'instar des colorants acides — fait que **von Möllendorff** a laissé échapper — et que **Chlopin** (1928) a reconnu. La technique de cet auteur permettra d'ailleurs de les retrouver sur les pièces fixées, colorées par les teintures appropriées, alors que le vacuome apparaît généralement — mais pas toujours, comme nous le montrerons — en clair dans ce genre de préparation. La fixation des colorations vitales a été parfois exécutée en suivant la technique antérieurement publiée (**Parat et Painlevé**, 1925 *e*).

b) *Colorants acides*. — Nous avons utilisé les techniques classiques (**Ribbert**, **Goldmann**, **Kiyono**, etc.). Comme **Chlopin**, nous avons observé que ces colorants se localisaient dans la cellule, au même endroit que les colorants basiques accumulés en excès (*crinome* de **Chlopin**). D'accord avec **von Möllendorff**, nous pensons que ces colorants sont, dans la majorité des cas, emmagasinés dans des vacuoles néoformées.

c) *Vert Janus*. — Le vert Janus, employé en colorations vitales, agit sensiblement comme la plupart des colorants basiques; utilisé comme colorant post-vital, il constitue un des meilleurs réactifs de l'arsenal cytologique car il met parfaitement en évidence le chondriome; on ne peut cependant prétendre qu'il est électif (cf. **Parat et Painlevé**, 1915 *e*). Nous avons toujours utilisé le vert Janus B de Höchst qui, avec celui de la National Aniline Co, est le seul des vert Janus possédant les qualités requises pour de telles colorations. On sait que **Michaelis**, **Laguesse**, **Laguesse et Debeyre**, **Cowdry**, employaient des solutions extrêmement diluées (1 p. 10.000 à 1 p. 30.000); récemment, **Monné** (1927) dit avoir employé une solution à 1 p. 4.000. Les résultats les plus beaux et les plus constants nous ont été fournis par des solutions à 0,33-1. p. 100 en eau salée physiologique ou en liquide de Ringer, ou encore dans l'eau de mer lorsqu'il s'agissait d'animaux marins. La technique est la suivante : on verse dans un récipient 10 centimètres cubes de liquide physiologique; on y dissout 3 mgr. 3 de vert Janus B. Un fragment de tissu est porté dans une goutte de cette solution déposée sur une lame; le tissu ne doit pas être complètement immergé dans cette goutte, il doit affleurer la surface de cette dernière. Au bout

d'une demi-heure environ, le tout est recouvert d'une lamelle; les parties les plus périphériques de la pièce ont une teinte verdâtre légère, les parties les plus centrales apparaissant souvent colorées en rose par réduction du vert Janus. On met au point sur les parties verdâtres et l'on imprime alors à la vis micrométrique un mouvement rapide, régulier et alternatif de montée et de descente, sans perdre de vue la préparation; au bout de quelques secondes, si les chondriocentes n'apparaissent pas, on ajoute du vert Janus à la solution primitive de façon à atteindre un taux de 0,5 p. 100 environ; c'est généralement la meilleure concentration. Cependant, en cas de non réussite, il est parfois nécessaire d'ajouter du colorant jusqu'à concurrence de 1 p. 100 environ. La coloration passe par un certain nombre de stades que nous avons décrits antérieurement (**Parat et Painlevé**, 1925 c); il est à remarquer que la coloration est plus belle lorsqu'on la pratique sur un tissu déjà coloré vitalement par le rouge neutre.

II. — *Techniques d'imprégnation métallique.*

a) *Imprégnations osmiques.* — Nous avons utilisé les techniques de Kolatchev-Nassonov légèrement modifiée (**Parat et Painlevé**, 1925 e) et celle de Prenant-Kopsch en comparant les résultats obtenus au bout de peu de temps (trois jours) avec ceux que donnent les temps prolongés (dix à vingt jours).

b) *Imprégnations argentiques.* — Nous avons employé les techniques de Golgi-Veratti, Cajal (en doublant et triplant même parfois la dose de nitrate d'urane) et Da Fano en pratiquant toujours comme **Avel** des fixations froides.

III. — *Techniques mitochondriales.*

La plupart des fixateurs mitochondriaux ont été utilisés; mais nous avons souvent donné la préférence à la technique que nous avons signalée antérieurement (**Parat**, 1926 c) suivie de la coloration de **Volkonsky** (1928).

IV. — *Techniques microchimiques.*

La plupart des techniques microchimiques dont nous nous sommes servi ont été signalées et décrites antérieurement (**Parat**, 1927 c); nous n'y reviendrons donc pas. L'une de celles qui nous a rendu le plus de service est celle de Dietrich modifiée (**Parat**, 1926 c) pour la détection des lipoides; elle n'est cependant pas absolument spécifique et doit toujours être contrôlée par la technique de Ciaccio. En outre de cette dernière, il est avantageux pour l'étude de l'appareil de Golgi de pratiquer quelquefois le « démasquage » lipoïdique de **Ciaccio** (1926 a); nous rappellerons qu'il consiste en une « lipophanérose » artificielle pratiquée après fixation au formol (six à vingt-quatre heures) à l'aide de trypsine Grübler ou à l'aide de phénol à 1 p. 100 pendant vingt-quatre, quarante-huit heures à 37°. Le même résultat peut être obtenu par simple fixation au liquide de Cajal ou de Da Fano ou même après n'importe quelle fixation. Dans tous les cas, les pièces, au sortir du démasquage, sont portées dans une solution de chlorure de cadmium à 2 p. 100, pendant quelques minutes, puis elles subissent une post-chromisation de cinq à six jours à la température ordinaire ou de trois à quatre jours à 37°, dans une solution de bichromate de potassium à 5 p. 100 acidifiée par de l'acide acétique dans la proportion de 1 à 2 p. 100. Les coupes sont colorées, soit par le Soudan, soit par l'hématoxyline selon Dietrich.

La recherche des lécithines a été pratiquée à l'aide de la technique de Dietrich modifiée, à l'aide de la technique de Casanova (molybdate d'ammoniaque à 10 p. 100 + acide sulfurique) ou avec l'iode sous forme d'iodure ou de bromure de fer (cf. **Parat**, 1927 c) ou de liquide de Lugol avec ou sans hydrolyse (**Romieu**).

La recherche de la cholestérine a été pratiquée selon la technique de Leulier et Noël (cf. **Parat**, 1927 c) que nous avons modifiée en utilisant une solution de digitonine dans un mélange de composition voisine de celle du réactif de Caminade, soit :

Acétone	73
Formol du commerce	18
Alcool absolu	9

Comme matériel, nous avons utilisé dans ce travail :

INVERTÉBRÉS.

Coelentérés.

Acalèphes.

Chrysaora hysocella L. (ovogénèse, développement embryonnaire).

Annélides.

Polychètes.

Spirographis Spallanzanii Viv. (vacuoles des cellules chordoïdes, rH cellulaire).

Hirudinées.

Hirudo medicinalis L. (cellules nerveuses).

Glossosiphonia complatana Sav (cellules nerveuses)

Branchiobdella astaci (cellules nerveuses).

Tuniciers.

Clavellina lepadiformis Sav. (rH cellulaire)

Ciona intestinalis L. ovogénèse, développement embryonnaire, rH cellulaire).

Ascidia mentula Müller (ovogénèse, développement embryonnaire, pH et rH cellulaire).

Mollusques.

Gastéropodes.

Elysia viridis Montg. } (ovogénèse, développement embryonnaire).

Aplysia punctata Cuv. }

Polycera quadrilineata O. F. Müller (ovogénèse, développement embryonnaire).

Paludina vivipara Drap. (spermatogénèse).

Helix pomatia L. (cellules nerveuses, spermatogénèse et ovogénèse).

Limnaea stagnalis L. } (cellules nerveuses, spermatogénèse et ovo-

Planorbis corneus L. } génèse).

Céphalopodes.

Sepia officinalis L. (cellules nerveuses, endothélium palléal et branchial, cartilage).

Loligo vulgaris Lam. id.

Sepioloa Rondeleti Steenstr. id.

Allotheutis media L. id.

Octopus vulgaris Lam. id.

Crustacés.

Potamobius astacus L. (cellules nerveuses).

Maia squinado Herbst. id.

Pachygrapsus marmoratus Fabr. id.

Cancer pagurus L. id.

Insectes.

Chironomus thummi Kief.

Chaoborus crystallinus (*Corethra plumicornis* Fabr.)

Tanytus varius Fabr.

VERTÉBRÉS.

Sélaciens.

Scyllium catulus L. (cellule pancréatique).

Scylliorhinus canicula Gill. (cellule pancréatique, cellule nerveuse).

Téléostéens.

Salmo fario L. (cellules cutanées embryonnaires, epithelium des canaux semi-circulaires).

Perca fluviatilis L. (ovogénèse).

Pygosteus pungitius L. (ovogénèse).

Batraciens.

Rana esculenta L. (cellule pancréatique, ovogénèse, développement embryonnaire).

Bufo vulgaris Laur. (développement de la cellule nerveuse).

Discoglossus pictus Otth. (spermatogénèse).

Triton marmoratus Latr. (cellule pancréatique).

Amblystoma tigrinum Green (ovogénèse, cellule pancréatique, cellule intestinale).

Reptiles.

Lacerta viridis Laur. (voies efférentes du testicule).

Mammifères.

Mus decumanus albidus { (cartilage, peau).

Mus musculus albidus

Cavia Cobaya. Marcgr. (cellule épидидymaire, cellule nerveuse).

Nous avons étudié la cellule nerveuse, les épithéliums de revêtement, la cellule pancréatique, la cellule épидидymaire, la cellule cartilagineuse au repos et aux cours du processus d'ossification, la cellule sexuelle mâle, l'ovogénèse et la vitellogénèse, le développement embryonnaire. Nous avons dû laisser pour un travail ultérieur un certain nombre de cellules glandulaires, le tissu conjonctif lâche, etc., auxquels nous avons cependant fait parfois allusion.

DEUXIÈME PARTIE

I. — LA CELLULE NERVEUSE

L'étude des constituants de la cellule nerveuse ne peut être entreprise avec fruit que si l'on embrasse et la cellule embryonnaire et la cellule adulte; et encore l'étude de quelques cas pris chez quelques espèces est-elle insuffisante. Aussi, nous sommes-nous adressé à la cellule nerveuse des Mollusques Gastéropodes, à celle des Crustacés, des Céphalopodes, des Hirudinées et enfin à celle des Vertébrés.

a) CELLULE NERVEUSE DES MOLLUSQUES GASTÉROPODES.

Popoff (1906) utilisant les techniques de Kopsch et de Sjövall a décrit dans les cellules nerveuses d'*Helix pomatia* L. des structures filamenteuses, assez individualisées, non anastomosées, qu'il homo-

logue à l'appareil de Golgi ainsi du reste qu'aux chromidies, c'est-à-dire au chondriome. **Legendre** (1908-09) utilisant le même matériel et les mêmes techniques, décrit deux catégories de granulations décelables par l'acide osmique : les unes pigmentaires (lipochromes) de forme sphérique, de taille variable, colorables par le Soudan, à disposition irrégulière, souvent accumulées dans le cône d'origine de l'axone; les autres qu'il nomme « osmiophiles », de forme sphérique ou ellipsoïdale, en croissants ou en bâtonnets, non colorables par le Soudan et les techniques cytologiques autres que le Kopsch ou le Sjövall; elles affectent une disposition régulière concentrique par rapport au noyau, et ne s'accumulent pas dans le cône d'origine de l'axone. **Legendre** paraît supposer que ces dernières granulations représentent un appareil de Golgi homologable à celui des cellules nerveuses des Vertébrés. Elles ne seraient en tous cas ni myélinogènes, ni trophospongiales, ni mitochondriales, ni chromatophiles.

Kolatchev (1916) décrit, à l'aide d'une technique d'imprégnation osmique qui lui est personnelle, dans les cellules nerveuses de *Lymnée* et de *Planorbe*, un appareil constitué d'éléments le plus souvent filamenteux, quelquefois sphériques, parfois anastomosés. Nous avons vu précédemment que cet auteur admet l'existence de termes de passage entre l'appareil et le chondriome.

Helene Kunze (1921), dans une belle monographie du système nerveux de l'Escargot, décrit l'appareil de Golgi comme formé de courts bâtonnets, le plus souvent arqués, souvent en croissants ou quelquefois en anneaux, avec toutes sortes de formes intermédiaires entre ces différentes formations; elle pense cependant que la forme en anneau fermé est la forme primitive.

Brambell et Gatenby (1923), sans citer aucun de leurs prédécesseurs, décrivent comme suit l'appareil de Golgi des neurones d'*Helix aspersa* : dans les petits neurones, l'appareil consiste en un grand nombre de bâtonnets recourbés, accolés à une « sphère archoplasmique »; dans les neurones moyens il se produit une dispersion de cette sphère en un certain nombre de « disques archoplasmiques » entourés chacun de trois à quatre bâtonnets. Enfin dans les neurones de grande taille il existe un nombre considérable de bâtonnets (quelquefois d'anneaux) emportant chacun dans leur concavité

une portion d'« archoplasme »; ces formations rempliraient tout le cytoplasme à l'exception d'une zone périphérique et de la zone d'origine de l'axone. Une « zone argentophile » que **Brambell** (1923) croit due à l'activité de l'appareil accompagne toujours la zone d'éléments de Golgi. Ces derniers ne sont pas conservés par les fixateurs usuels et mitochondriaux; ils apparaissent dans ces cas comme des espaces incolores, « unstained ghosts » qui n'ont rien de commun avec l'appareil trophospongiol de Holmgren. **Brambell et Gatenby** ont examiné vitalement les neurones d'*Helix*, ils les ont même colorés vitalement au rouge neutre et au vert Janus. Tout leur travail est essentiellement dominé par une idée *a priori* : l'homologation des éléments de Golgi des neurones aux dictyosomes des cellules sexuelles; aussi peut-on légitimement se demander quelle part d'auto-suggestion est intervenue pour leur faire admettre, sous toutes prudentes réserves, il est vrai, page 277 qu'il est parfois possible de distinguer *in vivo* des corps hautement réfringents, probablement golgiens et ressemblant aux dictyosomes des cellules sexuelles. Notre remarque nous paraît d'autant plus fondée que plus loin, page 278, ces mêmes auteurs ôtent eux-mêmes toute valeur à leur observation par une phrase que nous soulignons : « ... the micro-chemical methods used for demonstrating the Golgi apparatus reveal the latter both in cells in which the Golgi elements are visible « intra vitam » (e. g. snail spermatocytes) and in cells in which the Golgi elements are not visible « intra vitam » (e. g. snail neurones) ».

I. — Observations personnelles sur *Helix* et *Limnæa*.

Après coloration vitale au rouge neutre et action post-vitale du vert Janus, on observe, dans les petits neurones, des vacuoles assez volumineuses, à contenu homogène ou légèrement granuleux, fort peu nombreuses et localisées au pôle cellulaire opposé à l'axone. Dans les neurones plus volumineux les vacuoles ne sont plus en position excentrique, elles occupent en rangées concentriques la majeure partie du cytoplasme. Enfin dans les neurones de grande taille les éléments du vacuome ont sensiblement diminué de volume; leur nombre a par contre considérablement augmenté mais leur disposition n'a pas varié. Dans les trois cas, l'origine du prolongement

cyлиндраxile est exempte de vacuoles; cette région est occupée par de nombreuses granulations le plus souvent incolores, parfois jaunes ou brunes, fortement réfringentes, que l'on peut aussi trouver éparses dans le reste du cytoplasme mais qui sont là particulièrement accumulées. Ces granulations correspondent sans nul doute aux granulations de lipochrome de Legendre, dont l'existence a aussi été reconnue par Kolatchev, Smallwood et Rogers, H. Kunze, et par Brambell et Gatenby. Mais nous opposerons le démenti le plus formel à ces deux derniers auteurs : *jamais ces corps ne sont colorables sur le vivant par le rouge neutre.*

Le vert Janus démontre parmi ces différentes formations des chondriocontes assez facilement altérables et prenant alors un aspect moniliforme ou même granuleux; ces chondriocontes ont tendance à s'accoler aux éléments vacuolaires en les embrassant plus ou moins dans leurs sinuosités. Certaines figures de Kolatchev (planche 23; fig. 13 à 16) relatives à des préparations fixées au liquide de Meves reproduisent assez fidèlement la morphologie de ce chondriome telle qu'on peut l'observer sur le vivant.

II. — Imprégnations métalliques.

Les éléments de Golgi apparaissent dans nos préparations le plus souvent comme des éléments annulaires, hémisphériques, sphériques selon l'épaisseur des coupes (3,6, ou 12 μ), dont la répartition topographique et l'apparence morphologique sont en tous points semblables à celles des vacuoles que l'on observe sur le vivant. Aussi, rapprochant ce cas du cas typique du Chironome, sommes-nous en droit de considérer tous les autres aspects : bâtonnets droits ou incurvés avec soi-disant « archoplasme », « sphères archoplasmiques » avec soi-disant « dictyosomes » accolés, comme des aspects artificiels dus à la mauvaise fixation du contenu vacuolaire et à la rétraction de la vacuole. Il existe tous les intermédiaires entre l'élément vacuolaire ou élément de Golgi sensiblement bien fixé, sphérique et régulier, et l'élément de Golgi rétracté et déformé; ces intermédiaires ont été parfaitement observés et figurés par Legendre (1908, p. 89, fig. V) et décrits aussi comme nous l'avons vu par H. Kunze. Brambell et Gatenby ont surtout eu affaire à des bâtonnets; ils

mentionnent cependant des formes annulaires; quant à leur « **sphère archoplasmique** » ou aux « **disques archoplasmiques** » ce sont, en l'absence de l'auto-critique qu'apportent des examens vitaux sérieux, des interprétations suggérées par des fixations ou des imprégnations insuffisantes et par l'homologation *a priori* des éléments de Golgi des neurones aux soi-disant dictyosomes des cellules sexuelles. Signalons au passage que **Brambell et Gatenby** affirment la non conservation des grains lipoides (lipochromes) par les techniques de Da Fano, de Cajal et de Mann-Kopsch alors que leur insolubilisation au cours de cette dernière technique a été reconnue par **Legendre, Kolatchev** et nous-même, que nous avons d'autre part toujours observé leur conservation et bien souvent même leur imprégnation par les techniques argentiques.

En ce qui concerne l'existence des « zones argentophiles » de **Brambell** au contact des éléments de Golgi, nous sommes d'accord avec lui sur le fait, mais, comme on le verra plus loin, nous ne pouvons accepter son interprétation.

Quant à **Kolatchev**, il ressort de l'examen de ses figures qu'il a collectionné littéralement les artefacts, et qu'il a, sans pouvoir les distinguer les uns des autres, imprégné simultanément les éléments de Golgi et les éléments mitochondriaux; on s'explique ainsi qu'il ait trouvé tous les intermédiaires possibles entre des formations qui n'ont cependant rien de commun. **Popoff**, lui, n'a imprégné que du chondriome!

III. — *Techniques mitochondriales, microchimiques, etc...*

Les résultats que nous avons obtenus avec la technique de Ciaccio ou celle de Dietrich modifiée sont les suivants : les grains lipochromes souvent mal conservés sont colorés par l'hématoxyline de Kultschitzky et le Soudan III; les mitochondries donnent une réaction positive mais faible; il ne semble y avoir aucun lien génétique entre ces deux catégories d'éléments (*contra* **Kolatchev**). *Les éléments de Golgi ne sont jamais colorés*; les colorations mitochondriales ne les mettent pas non plus en évidence, fait qui a été reconnu antérieurement par **Brambell et Gatenby**, qui s'oppose formellement aux résultats de **Kolatchev** et prouve définitivement

que cet auteur a confondu éléments de Golgi et chondriome. On observe au contraire à leur place des vacuoles vides, bien observées par **Brambell et Gatenby**, qui les désignent du terme expressif d'« unstained ghosts ». La technique de démasquage de Ciaccio ne décèle aucun lipoïde à leur niveau; elle exagère seulement un phénomène remarquable déjà avec la technique de Dietrich : la condensation des lipoides cytoplasmiques dans la zone occupée par les éléments du vacuome et tout particulièrement autour d'eux. C'est sans aucun doute à cette condensation qu'est due l'existence de la zone argentophile de **Brambell**; nous nous sommes déjà expliqué au sujet de cette condensation lipoïdique à l'interface de deux phases cytoplasmiques, nous retrouverons le même phénomène souvent dans cette étude et nous ne pouvons admettre avec **Brambell** qu'il s'agisse là d'un indice de l'activité physiologique des éléments golgiens.

Nous avons pu d'autre part vérifier par les techniques classiques les résultats de **Kolatchev** concernant la distribution générale du glycogène mais nous ne pouvons souscrire à l'opinion qu'il émet sur la participation de l'appareil de Golgi à sa formation : le glycogène occupe, en effet, comme dans la cellule hépatique (**R. Noël**), des plages cytoplasmiques diffuses sans qu'il soit possible de déterminer une relation quelconque avec l'un ou l'autre des constituants cytoplasmiques.

Enfin les corps de Nissl ne présentent aucun rapport avec les corps de Golgi; nous sommes d'accord en cela avec **Legendre, Kolatchev, H. Kunze, Brambell et Gatenby**.

Une dernière question en discussion est celle des rapports entre l'appareil de Golgi et l'appareil trophospongial. On sait que **Holmgren** (1900) citait en exemple les cellules nerveuses de l'Escargot où l'on pouvait, disait-il, le mieux voir la nature des *Saftkanälchen*. Il est de fait qu'après **Legendre, Bochenek, Brambell et Gatenby** nous avons pu observer ces canaux; ils n'ont rien à voir avec l'appareil de Golgi. Mais est-il sûr que tous les trophosponges décrits par **Holmgren** soient homologables, que l'on puisse comparer ce qu'il a décrit sous ce nom par exemple dans les cellules intestinales ou pancréatiques et ce que nous observons après lui dans la cellule nerveuse de l'*Helix*? Indiscutablement non. En d'autres termes, si nous voulons supprimer d'interminables contro-

verses, si nous voulons simplifier et unifier la nomenclature cytologique, nous devons aboutir à ce raisonnement et à cette conclusion : **Holmgren** a décrit dans la cellule nerveuse d'*Helix* un système de canalicules du suc réellement en rapport avec les cellules névrogliales et qui n'a absolument rien à faire avec l'appareil de Golgi. Il n'a non plus rien à voir avec des canalicules décrits par lui dans d'autres cellules comme les cellules intestinales et pancréatiques; ces derniers trophosponges correspondent réellement, comme nous le verrons plus loin, à l'appareil de Golgi. Nous trouvons dans la cellule nerveuse d'*Helix* un ensemble d'éléments de Golgi dont l'image négative (« unstained ghosts » de **Brambell et Gatenby**) est l'homologue des trophosponges des cellules intestinales et pancréatiques et ne correspond en rien au trophosponge décrit par **Holmgren** lui-même dans cette même cellule nerveuse. Adoptant les descriptions pour la plupart excellentes de **Holmgren** en ce qui concerne les cellules intestinales et pancréatiques (mais repoussant cependant son interprétation à leur sujet) nous nous jugeons en droit de déclarer que l'on doit trouver les véritables homologues du *trophospongium* de la cellule pancréatique, de la cellule intestinale ou même de la cellule nerveuse des Vertébrés dans les « unstained ghosts » de **Brambell et Gatenby**, c'est-à-dire dans les éléments de Golgi, dans les éléments du vacuome.

Quels sont enfin les rapports du vacuome avec les différentes « vacuoles » décrites par les auteurs dans la cellule nerveuse des Gastéropodes? Il est intéressant à ce propos de comparer nos résultats avec ceux de **Smallwood et Rogers** (1908) et aussi ceux plus récents de **Momigliano** (1927).

Smallwood et Rogers ont pu voir sur le vivant avec ou sans coloration vitale les éléments du vacuome. Ils les ont parfaitement interprétés comme des vacuoles (renfermant un liquide homogène ou des corps différenciés), intimement associées avec le métabolisme de la cellule. Ils les ont distingués, comme nous venons de le faire, des espaces périphériques en relation plus ou moins étroite avec le système lymphatique ou la névroglie, autrement dit du *trophospongium* décrit par **Holmgren**. Il ne ressort cependant de leur travail aucune clarté nouvelle parce que après avoir fait cette distinction ils trouvent le moyen d'en détruire la valeur par une

phrase où, adorant ce qu'ils viennent de brûler, ils confondent à nouveau les espaces lymphatiques périphériques (leurs « lymph spaces », trophosponge de Holmgren) avec le système vacuolaire : « These vacuoles are present in all the great groups already cited although usually described under the terms « lymph spaces », « Netz-apparate », « Saftkanälchen », « Trophospongien », etc... » De plus, au lieu de donner une figure originale ils nous réfèrent à une figure de **Legendre** (fig. XIV de cet auteur) laquelle n'est rien moins que démonstrative. Dans cette figure, **Legendre** nous montre effectivement des « vacuoles » qu'il distingue soigneusement de certaines fissures ou fentes artificielles et aussi des canalicules de Holmgren. Mais ces vacuoles ou soi-disant telles qui correspondent incontestablement à celles que décrit plus récemment **Momigliano** ne sont pas autres choses que des images artificielles *créées par le départ du glycogène*, fait parfaitement reconnu avant nous, par **H. Kunze**; elles n'ont donc absolument rien de commun avec les vacuoles décrites par **Smallwood et Rogers**; elles n'ont, non plus, rien de commun avec leurs « lymph spaces ».

En résumé, la cellule nerveuse de l'Escargot et de la Lymnée renferme, outre le noyau, les neurofibrilles et les corps de Nissl :

1. Un chondriome, surtout filamenteux.
2. Un vacuome constitué de vacuoles toujours nettement individualisées, donnant, par imprégnation, des « Corps de Golgi » ou « dictyosomes » nettement isolés, et par toute autre technique (y compris les techniques lipoïdiques et celle dite de démasquage) des vacuoles non colorées.
3. Des grains de pigment, probablement complexes de chromo-lipoïdes et de carotinoïdes.
4. Des canalicules provenant d'expansions névrogliales, surtout localisés à la périphérie de la cellule.
5. Du glycogène qui, par sa labilité, donne naissance à de pseudo-vacuoles (vacuoles de **Legendre** et de **Momigliano**).

b) CELLULE NERVEUSE DES CRUSTACÉS.

Poluszynski (1911) est le premier auteur qui ait décrit l'appareil de Golgi dans les cellules nerveuses des Crustacés. Utilisant la technique de Kopsch il décrit dans ces cellules un nombre plus ou

moins grand de bâtonnets ou de grains dont la morphologie est fort variable, dit-il, de cellule à cellule. Il attribue cette variabilité au gonflement produit par l'imprégnation; tout son travail est en effet essentiellement dominé par les idées de **Sjövall**. Aussi pense-t-il que la forme en bâtonnet court, droit ou légèrement incurvé, est la seule valable et que les formes granulaires, présentant souvent la forme de vésicules à paroi colorée et à contenu incolore, sont des altérations de la forme bacilloïde primitive. Quoi qu'il en soit, il démontre ces éléments dans tout le cytoplasme, où ils se disposent en zones concentriques par rapport au noyau, ne laissant pas de zone périnucléaire ni de zone périphérique libres et n'ayant rien de commun avec les corps de Nissl ou les neurofibrilles. Avec la technique de **Sjövall**, il trouve des filaments courts et épais, souvent granuleux et avec la technique de Golgi il obtient des grains grossiers et irréguliers.

Rina Monti (1914) reprend ce travail et obtient un résultat tout différent; elle décrit en effet dans les cellules de plusieurs Décapodes un appareil constitué par un peloton de filaments délicats, colorés uniformément en noir intense, à aspect lisse et parfaitement régulier, de calibre constant. Ces filaments occupent presque tout le corps cellulaire, laissant seulement une étroite zone libre à la périphérie et ne s'étendant pas dans le prolongement nerveux. L'ensemble n'est pas parfaitement réticulé ou plutôt n'affecte pas intégralement l'aspect de réseau à mailles fermées décrit par Golgi; l'auteur n'en pense pas moins avoir décrit le véritable appareil de cette catégorie de cellules. Elle critique donc les résultats de **Poluszynski** et les conclusions tirées par **Nusbaum** des travaux de son élève. Elle reconnaît avoir rencontré les figures de **Poluszynski**, mais seulement quand *la reazione è già sorpassata*. Si l'on suit la réaction avec soin, ajoute-t-elle, c'est alors que l'on obtient des images comparables à celles de Golgi. Elle aurait, quelques années plus tard (1915), décrit¹ dans les cellules nerveuses de Décapodes plus jeunes un petit reticulum limité à une aire beaucoup plus restreinte du cytoplasme, tout près du noyau. Elle admettrait à la suite de ses recherches sur diverses cellules nerveuses que l'appareil de Golgi correspond au chondriome.

1. N'ayant pu me procurer ce travail, j'en emprunte l'analyse à **A. Migliavacca**.

Ross (1922) retrouve les formations décrites par **Poluszynski** mais pense qu'il ne s'agit nullement de l'appareil de Golgi; ce seraient de fines ramifications du *trophospungium*. Il n'admet pas les résultats de **Rina Monti**, déclare que personne n'a décrit l'appareil de Golgi de ces cellules et avoue n'avoir lui-même pu faire mieux.

Plus récemment, **Migliavacca** (1926) critique les résultats de **Rina Monti**, affirme qu'elle a décrit du chondriome et n'accepte que le petit reticulum de cet auteur. Lui-même, dans les moyennes et les petites cellules de l'Ecrevisse, découvre un fin et élégant appareil endocellulaire limité à une portion du cytoplasme, constitué de filaments tantôt fins tantôt grossiers, à disposition nettement réticulaire, à mailles fermées plus ou moins régulières, ornées de points nodaux plus ou moins épais et évidents. Il décrit aussi un chondriome formé d'éléments les plus divers : mitochondries, chondriomites et chondriocotes. Enfin, dans une autre publication, il décrit dans les mêmes cellules un système de formations annulaires mises en évidence par toutes les techniques cytologiques, aussi bien mitochondriales que « golgiennes », qui rappellent beaucoup, sans qu'il y fasse lui-même allusion, les formations décrites antérieurement par **Poluszynski**.

I — *Observations vitales personnelles.*

L'une des caractéristiques les plus essentielles de la cellule nerveuse des Crustacés est l'abondance des éléments du chondriome qui forment un feutrage épais rendant difficile, en l'absence de coloration vitale, l'examen des autres éléments. Ce chondriome est admirablement coloré par le vert Janus; on observe alors des filaments ayant à peu près tous la même longueur, assez fins, ne présentant que très rarement des varicosités ou des traces de fragmentation. Ces chondriocotes ne sont pas uniformément répartis dans la cellule; il en est en effet qui apparaissent comme enchevêtrés par petits groupes. La double coloration rouge neutre-vert Janus rend admirablement compte de cette disposition : on voit en effet, au centre d'un de ces groupements, une vacuole, le plus souvent uniformément colorée par le rouge,

autour de laquelle s'amassent les chondriocentes; ceux-ci serpentent dans tous les plans, se croisent et s'entre-croisent sans jamais cependant s'anastomoser. Les vacuoles sont nettement individualisées et la distance qui les sépare les unes des autres est assez considérable pour permettre au feutrage mitochondrial d'affecter une certaine épaisseur. Elles sont répandues dans tout le cytoplasme et ne laissent libre qu'une étroite zone périphérique; elles ne pénètrent pas dans le prolongement cellulaire. Il arrive parfois, surtout dans les grandes cellules, qu'elles encadrent l'origine intracellulaire de ce prolongement et l'accompagnent, mais sur un très court trajet. Du pigment est souvent accumulé à la périphérie de la cellule.

II. — Imprégnations métalliques.

Toutes les imprégnations donnent des résultats concordant avec l'examen vital : l'appareil est en effet constitué d'éléments isolés, bien individualisés, tels que les a décrits **Poluszynski**. Mais ce dernier auteur n'a bien décrit que leur répartition topographique, leur morphologie ne pouvant que lui échapper du fait qu'il n'a pas pratiqué d'examen vital et qu'il est resté profondément imprégné des idées de **Sjövall**. L'aspect normal d'un des éléments de l'appareil est celui d'un dictyosome classique avec toutes les déformations artificielles possibles que nous connaissons depuis l'étude du Chironome. Contrairement à l'opinion de l'auteur polonais, la forme normale est la forme annulaire, vésiculaire, sphérique ou hémisphérique, selon l'épaisseur des sections. Une telle vésicule peut être imprégnée *in toto* ou montrer seulement une périphérie colorée, avec un centre plus clair; elle peut se présenter plus ou moins fripée, anguleuse et irrégulière. Enfin, et ceci est corrélatif d'une fixation brutale, on peut avoir sous les yeux un véritable bâtonnet chromophile muni d'un archoplasme chromophobe; il est intéressant de remarquer que toujours dans ces cas il existe, répartie autour de la formation golgienne ou localisée à un de ses pôles, une aire de rétraction cytoplasmique, une zone claire, une sorte d'aréole absolument comparable à celle que nous avons décrite chez le Chironome et figuré (fig. IX, A). Ces éléments sont, comme sur le vivant, disséminés un peu partout dans le cytoplasme,

à l'exception d'une bande périphérique et de l'origine du prolongement nerveux; cette règle n'est cependant pas absolue, car nous avons pu constater, comme sur le vivant, que dans certaines cellules volumineuses où le prolongement prend naissance profondément dans le cytoplasme, ce dernier lui forme un manchon plus long que dans les petites cellules. L'on trouve alors quelques éléments golgiens dans ce manchon, sur un parcours d'ailleurs très

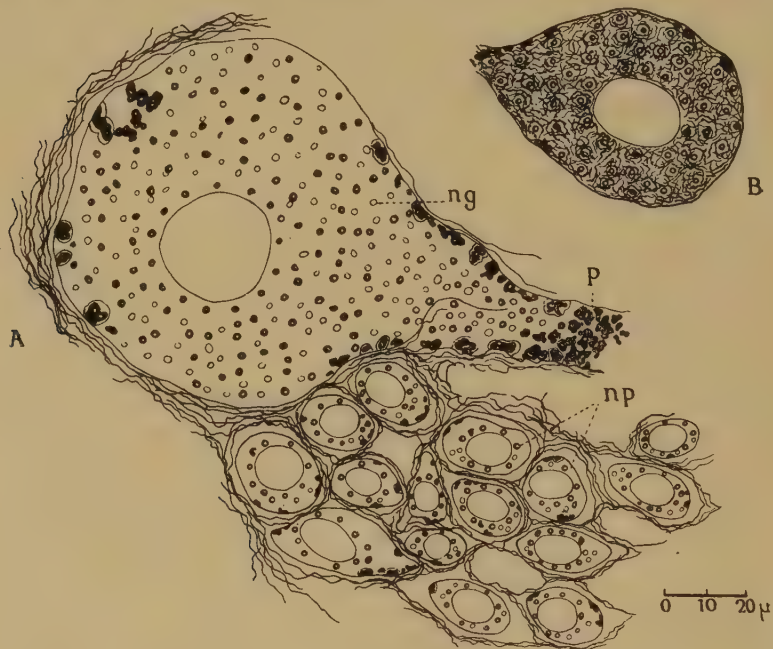


FIG. X. — A. Un groupe de cellules nerveuses de *Maia Squinado*, imprégnées à l'argent et montrant les vacuoles sous forme de dictyosomes répartis dans toute la cellule, aussi bien dans les neurones volumineux (*ng*) que dans ceux de petite taille (*np*); en *p*, pigment.

B. Une cellule isolée, dont l'imprégnation montre le chondriome sous forme d'un véritable feutrage autour des vacuoles.

court (fig. X, A, dans le grand neurone *ng*). Dans l'ensemble, les éléments de Golgi sont rangés concentriquement au noyau de façon assez régulière (fig. X).

Dans de nombreux cas, soit avec l'osmium, soit avec l'argent, il n'est pas possible d'observer ces formations; on rencontre au contraire des éléments du chondriome imprégnés en totalité ou en partie, altérés ou non. Ils ont, surtout avec les techniques argentiques,

tendance à s'anastomoser pour former des réseaux étendus ou, au contraire, restreints à certaines zones cytoplasmiques; lorsque l'on a à faire à une imprégnation totale de chondriome non altéré il est aisé d'observer le feutrage typique que nous avons décrit sur le vivant. Ce feutrage est centré par une zone cytoplasmique plus claire, la vacuole, l'élément de Golgi non imprégné; dans quelques cas heureux, on trouve simultanément chondriome et vacuome imprégnés : c'est le cas de la figure X, en B.

Dans les imprégnations osmiques trop courtes il est presque de règle d'imprégner seulement le chondriome et le plus souvent partiellement; ce n'est que lorsque la réaction est en effet « già sorpassata » que l'on obtient les éléments du vacuome. Or, lorsque l'imprégnation du chondriome est partielle, soit avec l'argent, soit avec l'osmium, il est fréquent d'observer que c'est seulement autour des éléments du vacuome (non imprégnés naturellement!) que l'imprégnation a réussi. C'est un phénomène que nous aurons l'occasion de retrouver souvent au cours de cette étude, dont nous donnerons une explication et qui, dans tous les cas, rend compte de certaines imprégnations partielles et trompeuses telles que celles obtenues par **Rina Monti** et **Migliavacca**. Notons enfin la présence extrêmement fréquente, au sein ou à la périphérie des cellules, d'amas pigmentaires imprégnés en fauve; ces amas sont très fréquents dans les grandes cellules au niveau du manchon signalé plus haut (fig. X, A; p).

III. — *Techniques mitochondriales, microchimiques, etc.*

Les techniques mitochondriales confirment tous les résultats que nous venons d'exposer. Lorsque la fixation est impeccable, et ceci est fréquent après la technique de Dietrich modifiée, *on ne rencontre que des chondriocontes*; il n'y a pas trace, contrairement à **Migliavacca**, de chondriomites et de mitochondries. On observe alors parfaitement le feutrage antérieurement signalé; au milieu de chaque groupement de chondriocontes il existe un petit espace non coloré, correspondant à la place de la vacuole; entre les feutrages de chondriocontes il en est d'autres disséminés, entre lesquels de fins corps de Nissl se trouvent bien mis en évidence par la technique

de Volkonsky. Mais lorsque la fixation est défectueuse, nombreuses sont les altérations mitochondriales que **Migliavacca** considère comme des formes normales; bien souvent alors, disséminées au milieu des chondriomites et des mitochondries, apparaissent des formes fortement granuleuses ou vésiculaires.

Les techniques de mise en évidence des lipoides et celle de démasquage de Ciaccio *laissent en clair les éléments du vacuome*; elles montrent autour de ceux-ci et à leur contact des zones fort nettes d'accumulation lipoidique, là où justement sont tassés certains chondriocotes.

Ces résultats sont en parfait accord avec ceux que nous avons obtenus sur d'autre matériel; qu'il nous soit cependant permis d'insister, en raison de la longue et importante discussion de **Poluszynski** sur la nature des éléments de Golgi. Pour lui, en effet, comme pour **Sjövall**, ces éléments sont des bâtonnets d'une substance myélinogène qui se gonflerait sous l'influence des réactifs. Or, pas une des techniques de détection lipoidique, pas même l'énergique réaction de démasquage de Ciaccio, ne viennent confirmer cette hypothèse purement gratuite.

De fortes chromisations conservent aussi, mais le plus souvent partiellement, les lipoides pigmentés que nous avons signalés antérieurement (probablement, comme chez l'Escargot, complexes de chromolipoides et de carotinoïdes).

La question qui se pose est alors de savoir ce que sont les éléments annulaires de **Migliavacca**. En l'absence de figures il est fort difficile évidemment de se faire une idée à leur sujet; cependant les descriptions de l'auteur relatives aux résultats obtenus par les techniques de Golgi et de Prenant-Kopsch ne semblent pas pouvoir laisser de doute : il s'agit des corps de Golgi décrits par **Poluszynski** et par nous-même. Il n'en est pas de même en ce qui concerne les techniques lipoidiques et mitochondriales à l'aide desquelles **Migliavacca** prétend retrouver lesdits corps; nous venons de voir qu'il n'en est rien. L'auteur, discutant les probabilités concernant ces formations annulaires écarte d'emblée toute possibilité d'artefact, parce que, dit-il, dans quelques cas on peut trouver, à côté de ces formations, des chondriosomes parfaitement normaux. Ceci n'est en soi qu'un argument sans valeur; de plus, page 3 du même travail,

l'auteur nous parle de grains, de chaînettes de grains, de filaments plus ou moins longs et subtils qui voisinent avec les formations annulaires. Ce sont donc ces grains et ces chaînettes de grains qu'il considère comme des chondriosomes « perfettamente normali »... L'on nous permettra, après avoir vu ces chondriosomes sur le vivant, de ne pas être de l'avis de **A. Migliavacca**. Nous avons prouvé par ailleurs que de bonnes préparations mitochondriales les montraient parfaitement conservés sous forme de chondriocentes. Nous pensons donc que cet auteur a eu affaire à deux choses différentes et qu'il les a confondues grâce à des techniques mitochondriales imparfaites.

c) CELLULE NERVEUSE DES CÉPHALOPODES.

Weigl (1910) est, à notre connaissance, le seul auteur qui ait étudié l'appareil de Golgi des Céphalopodes. Il a utilisé surtout la technique de Kopsch et il a adopté les interprétations de **Sjövall** relatives à la nature de l'appareil et à l'action de l'osmium dans les imprégnations. L'appareil consiste pour lui en filaments plus ou moins longs, souvent recourbés ou sinueux, se ramifiant rarement, s'anastomosant quelquefois, mais jamais de façon à constituer un véritable réseau comme chez les Vertébrés. Dans les cellules jeunes ou de petite taille, l'appareil forme comme une coiffe au noyau et est localisé à l'un des pôles de ce dernier; dans les cellules moyennes et même dans les cellules de grande taille, l'appareil reste toujours accolé au noyau, beaucoup plus que dans les cellules nerveuses des Vertébrés où il a tendance à laisser libre entre le noyau et lui une zone périnucléaire nette. Il n'entoure que rarement le noyau de façon complète, il a plutôt coutume de former de petits îlots isolés ou quelquefois réunis entre eux par quelques filaments. Pour **Weigl**, un tel appareil constituerait une sorte de transition entre l'appareil des Vertébrés, des Vers et des Hirudinées d'une part et celui des Gastéropodes d'autre part. Pour **Weigl** enfin, l'aspect en filaments serait le seul authentique, les aspects en bâtonnets épais et granuleux ou en granules individualisés représentant selon l'interprétation de **Sjövall** le résultat du gonflement d'une soi-disant substance myélinogène.

Nous avons examiné vitalement de nombreuses cellules nerveuses

de Céphalopodes tant chez de jeunes individus que chez des sujets adultes. Le ganglion palléal de *Sepia officinalis* est particulièrement favorable à de tels examens. Chez des embryons de Seiche de quelques millimètres de longueur on note une polarisation remarquable des éléments du vacuome; chez des individus plus âgés (1 centimètre de longueur) cette polarisation n'existe plus : deux ou trois groupes de vacuoles sont intimement accolés au noyau. Enfin, chez des sujets adultes, on observe une variété extraordinaire de dispositions du vacuome; dans les plus petites cellules, on retrouve les deux ou trois groupes que nous venons de décrire chez l'embryon; dans les éléments moyens ou de grande taille, ils forment une sorte de croix dont le noyau constitue le centre, ou bien les vacuoles forment une couronne complète autour du noyau, ou bien encore on observe de véritables chaînes d'éléments qui s'étendent parallèlement dans le corps cellulaire, mais toujours à peu de distance du noyau. Les éléments vacuolaires peuvent être de taille sensiblement égale dans une même cellule ou bien ils peuvent affecter les dimensions les plus variées. Ils peuvent être nettement individualisés ou présenter de courtes anastomoses, formant alors des canalicules larges et courts, assez variqueux; ce caractère présente une certaine spécificité en ce sens que la forme isolée existe presque exclusivement dans telle ou telle cellule alors que la forme anastomosée se rencontre dans telle ou telle autre. On trouve cependant, surtout dans les cellules de grande taille, un mélange des deux formes. Le chondriome est représenté par de fins chondriocontes répartis dans la cellule de façon assez uniforme; ils se mêlent souvent aux éléments du vacuome mais ne présentent pas de polarisation nette en rapport avec la présence de ce dernier. Signalons enfin que dans le cerveau il est fréquent d'observer de toutes petites cellules ne renfermant qu'une vacuole, assez volumineuse d'ailleurs, autour de laquelle sont groupés de fins chondriocontes.

Les techniques d'imprégnation métallique apportent une confirmation éclatante aux examens vitaux. Les cellules d'embryons de Seiche de quelques millimètres montrent un appareil nettement polarisé à l'un des pôles du noyau; ce pôle est généralement celui qui est tourné du côté du prolongement nerveux; il arrive cependant que l'appareil soit latéral. Dans des embryons plus âgés il forme

plusieurs groupes intimement accolés au noyau. Dans les cellules adultes, règne, semble-t-il, la plus grande fantaisie; deux cellules contiguës peuvent présenter une disposition différente. L'aspect le plus caractéristique est l'aspect *en croix*, comme sur le vivant (fig. XI; *f* et *g*). Cette croix peut être constituée d'éléments isolés (c'est le cas de *g*) ou au contraire anastomosés (*f*). On retrouve dans les petites cellules les groupes périnucléaires (*c* et *c'*); on peut avoir

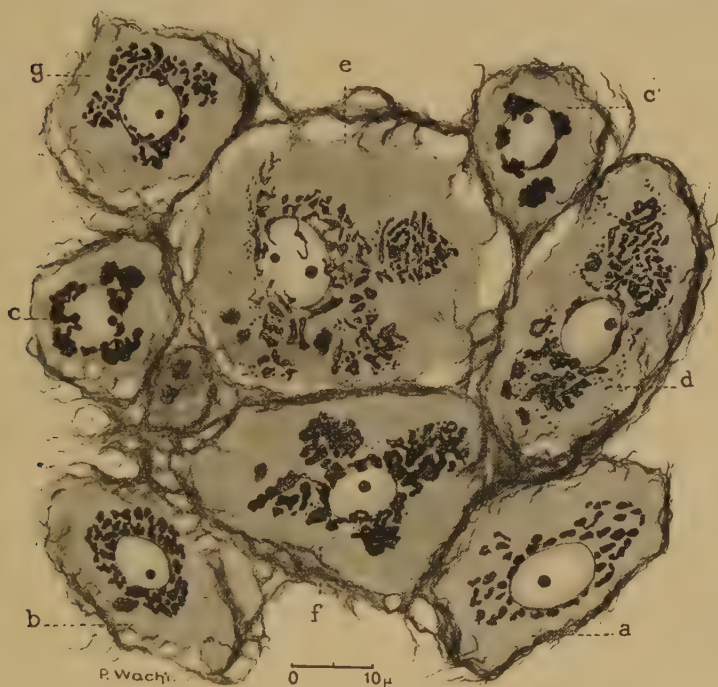


FIG. XI. — Un groupe de cellules nerveuses de ganglion palléal de *Sepia officinalis* imprégné à l'argent et montrant les divers aspects du vacuome.

une véritable couronne d'éléments (*b*) ou bien ces éléments ont une certaine tendance à se répandre dans le cytoplasme en formant des séries linéaires d'éléments anastomosés ou individualisés (*a*). Enfin, et surtout dans les grandes cellules (*d*, *e*), on peut trouver réunies, toujours à proximité du noyau mais dans un désordre assez grand des formations de toutes sortes : éléments isolés ou anastomosés, petits ou grands, répartis en amas sans règle aucune.

Dans le cerveau, nous avons trouvé, surtout dans la région du

globulus, de toutes petites cellules semblant bien correspondre à celles que nous avons vues sur le vivant et présentant un appareil constitué d'une seule vésicule imprégnée en totalité ou en partie.

Nos résultats concordent donc dans leur ensemble avec ceux de Weigl qui a bien observé les dispositions topographiques de l'appareil, en particulier la disposition si caractéristique *en croix* qu'il a figurée (fig. 28). Mais, de ses descriptions et même de ses figures, il ressort nettement que ses imprégnations ont été un peu insuffisantes. Et ceci semble être dû à sa technique; toutes ses figures portent la légende : technique de Kopsch. Il a donc été obligé d'utiliser des sections assez minces après des imprégnations certainement trop courtes, ce qui explique l'aspect souvent infiniment grêle des appareils qu'il a décrits et figurés. Nos meilleurs résultats ont été obtenus sur des coupes très épaisses, *non virées*, exécutées par les techniques argentiques qui, là encore, se montrent infiniment supérieures aux techniques osmiques. Les coupes trop minces, le virage à l'or, tout en donnant des images plus élégantes, ne peuvent qu'induire en erreur et donner une fausse idée de la structure de cet appareil qui est certainement l'un des plus beaux que l'on puisse voir dans le règne animal à la fois sur le vivant et sur pièces fixées.

Les techniques mitochondriales fournissent des résultats identiques à ceux obtenus *in vivo*. Les techniques lipéodiques laissent en clair l'appareil qui apparaît sous forme d'un trophosponge classique; il ne peut donc s'agir d'une substance myélinogène comme l'explique Weigl.

Ajoutons qu'il est de règle de trouver dans ces cellules un ou plusieurs amas de pigment analogue de par ses réactions à celui des Gastéropodes et des Crustacés. Enfin l'on doit noter que la périphérie de la cellule est, dans la majorité des cas, pénétrée par des prolongements névrogliaux à la façon des cellules nerveuses de Crustacés ou de Gastéropodes; il n'y a cependant aucune relation entre les canalicules qui peuvent exister de ce fait et l'appareil. Nous retombons donc en ce qui concerne la définition et l'homologie du *trophospongium* sur ce que nous avons déjà dit à propos des Gastéropodes et des Crustacés; notons cependant que, bien mieux encore que chez ces derniers, apparaît ici de façon évidente l'erreur

de **Holmgren** : l'homologue du trophosponge des cellules intestinales et pancréatiques est l'appareil de Golgi, le vacuome, sans relation aucune avec les cellules névrogliales environnantes.

d) CELLULE NERVEUSE DES HIRUDINÉES.

L'appareil de Golgi de cette cellule a été bien étudié par **Bialkowska et Kulikowska** (1911). Il est constitué de filaments de diamètre égal, le plus souvent incurvés et contournés, anastomosés en un réseau important, exclusivement intracellulaire, très analogue à celui des Vertébrés mais présentant une disposition tout à fait particulière. En effet, il forme le plus souvent une véritable couronne périnucléaire puis, à quelque distance de cette dernière et concentriquement à elle, une deuxième couronne; les deux parties de cet appareil sont en liaison l'une avec l'autre par un ou plusieurs systèmes de filaments. Entre les deux couronnes, est donc interposée une zone cytoplasmique renfermant la plus grande partie des neurofibrilles et des corps de Nissl et qui correspond à la *zone chromatique interne* de **v. Apathy**. De plus, il existe une zone périphérique cellulaire absolument exempte d'appareil, riche au contraire en corps de Nissl et en neurofibrilles, correspondant à la *zone chromatique externe* de **v. Apathy**. Les techniques histologiques usuelles et particulièrement celles de Carnoy ou celles à base d'acide trichloracétique laissent à la place de l'appareil des canalicules clairs ou même des alvéoles; ceci explique qu'**Apathy** ait décrit entre ses deux zones chromatiques une *zone alvéolaire interne* et, autour du noyau, une *zone alvéolaire périnucléaire*. Ces zones correspondent aussi au *trophospungium* décrit par **Holmgren** lui-même mais ne sont nullement, comme cet auteur le pense, en communication avec l'extérieur; les prolongements névrogliaux sont parfaitement indépendants de ces structures.

Nous avons examiné vitalement les ganglions d'*Hirudo medicinalis* et de quelques autres Hirudinées. Il est facile de les isoler parfaitement et les minuscules perles que l'on obtient sont tellement transparentes qu'elles constituent un objet de choix pour l'examen microscopique. Si le ganglion se trouve convenablement orienté, on est de suite frappé par l'existence, à sa face ventrale et tout à fait

superficiellement sur la ligne médiane, de deux énormes cellules nerveuses (fig. XII; *cg* et *cg'*) qui ne sont autres que les deux cellules géantes des lobules médians antérieurs et postérieurs. Il est plus difficile d'observer les autres cellules de ces deux lobules, un peu plus profondément situées et recouvertes par une épaisse couche de fibres

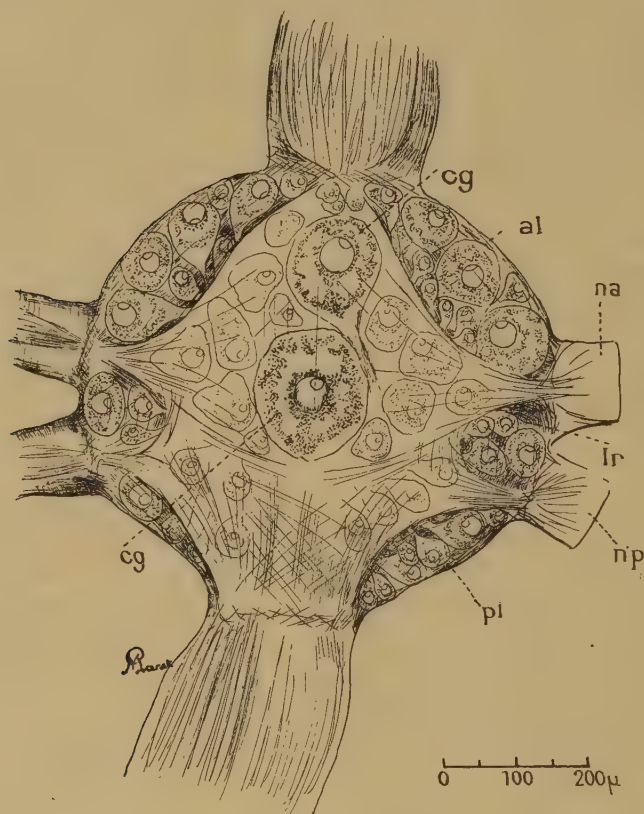


FIG. XII. — Un ganglion de la chaîne nerveuse d'*Hirudo medicinalis* isolé et examiné vitalement, par la face ventrale.

cg et *cg'* : cellules nerveuses géantes des lobules médians avec leur double couronne de vacuoles; *na* : nerf antérieur; *np* : nerf postérieur; *al* : groupe cellulaire antéro-latéral; *pl* : groupe cellulaire postéro-latéral; *ir* : groupe cellulaire interradiculaire.

nerveuses entre-croisées en tous sens. Par contre, les cellules des foyers antéro et postéro-latéraux sont parfaitement visibles; il en est de même des cellules du groupe interradiculaire (fig. XII; *ir*) situées entre les deux nerfs antérieur et postérieur (*na*; *np*). Les deux cellules géantes des lobules médians ventraux montrent une

double couronne de vacuoles colorables par le rouge neutre, l'une intimement périnucléaire, l'autre située à quelque distance du noyau. Ces deux couronnes concentriques ne sont pas toujours complètes; elles sont souvent formées d'îlots reliés entre eux plus ou moins lâchement par des vacuoles isolées. Souvent aussi, les deux couronnes sont elles-mêmes reliées par quelques grêles cordons vacuolaires (voir fig. XII; *cg* et *cg'*). Entre ces deux couronnes, il est impossible de distinguer aucun constituant cellulaire particulier, cette zone apparaissant absolument claire. Il en est de même pour la zone cellulaire la plus périphérique et par conséquent plus externe que la couronne vacuolaire la plus éloignée du noyau. Les vacuoles constituant ces couronnes sont petites et le plus souvent isolées, individualisées, mais il arrive parfois qu'elles s'anastomosent en courts filaments ou en chaînettes. Dans tous les cas, elles ne sont pas disposées irrégulièrement mais en files sinueuses plus ou moins enchevêtrées les unes dans les autres. La coloration au vert Janus montre, entre elles, l'existence de nombreuses et fines mitochondries bacilliformes ou filamenteuses, parfois granuleuses, qui bordent les séries de vacuoles, les interpénètrent parfois en se glissant dans les interstices intervacuolaires et se tassent, dans tous les cas, à leur contact. On n'en observe pas, ou l'on n'en observe que très rarement dans les zones claires interposées entre les deux couronnes vacuolaires. La disposition du vacuome et du chondriome que nous venons de décrire se retrouve dans les cellules les plus grandes des foyers antéro ou postéro-latéraux ou encore interradiculaires, mais dans les cellules moyennes ou dans les plus petites, on ne remarque *qu'une couronne* vacuolaire et mitochondriale et ce, dans une *zone intimement* périnucléaire. La disposition du vacuome dans les cellules géantes et dans les plus grandes cellules de ces ganglions nous procure donc un matériel fort curieux et susceptible comme nous le disions, en 1924 avec **J. Painlevé** « de nous fournir l'objet d'une expérience presque cruciale »....

Or, que nous donnent les techniques d'imprégnation? Les méthodes argentiques décèlent un appareil de Golgi constitué, dans les grandes cellules nerveuses, par deux systèmes concentriques de formations en fins granules, serrés les uns contre les autres, parfois en courts filaments variqueux, qui reproduisent par leur morpho-

logie et leur topographie les images de vacuoles observées sur le vivant. Dans les plus petites cellules, l'appareil occupe seulement la zone périnucléaire. Il arrive fréquemment que les zones à appareil de Golgi montrent, entre les éléments de Golgi, quelques éléments bacilliformes ou finement filamenteux qui ne peuvent être que des éléments du chondriome; il existe aussi parfois une teinte diffuse, plus ou moins foncée selon les cas.

Les méthodes osmiques mettent fréquemment en évidence, dans les mêmes zones, des filaments généralement plus fins et plus lisses que les éléments de Golgi des préparations argentiques. Etant donnée l'intrication qui règne, nous l'avons vu sur le vivant, dans cette zone, étant donné qu'il n'est pas rare d'observer entre les filaments fins osmiques, des vacuoles ou des canalicules clairs, nous pensons que les techniques à l'osmium mettent plus particulièrement en évidence le chondriome ceignant les éléments vacuolaires. D'ailleurs, ceux-ci peuvent aussi se trouver imprégnés par ces techniques.

Dans l'ensemble, nos résultats concordent avec ceux de **Bialkowska et Kulikowska** tout au moins en ce qui concerne la topographie de l'appareil; nous discuterons plus loin les détails cytologiques....

Les techniques usuelles (Bouin; hémalum-éosine, par exemple) permettent de retrouver avec facilité dans les grandes cellules nerveuses les différentes zones distinguées par **Apathy** et reconnues aussi par les deux auteurs polonais. Celles qui correspondent à l'appareil de Golgi méritent bien en effet le nom de zones alvéolaires et coïncident manifestement avec le *trophospungium* de Holmgren.

Les techniques mitochondriales et lipoidiques mettent en évidence dans ces zones alvéolaires une accumulation considérable de mitochondries en fins bâtonnets ou en filaments, ceignant, contournant et bordant les *vacuoles réservées en clair*; on ne trouve que très peu ou même pas d'éléments du chondriome entre ces zones alvéolaires, c'est-à-dire dans les zones chromatiques d'**Apathy**. Il est fréquent d'observer avec la technique de Volkonsky, dans ces dernières, une accumulation de fines granulations colorées en bleu qui ne sont pas autre chose que des corps de Nissl. Enfin les techniques lipoidiques décèlent dans les zones alvéolaires, entre les

vacuoles, des lipoides diffus au milieu desquels se détachent en plus foncé les éléments du chondriome.

La confrontation de ces différentes techniques nous permet donc d'affirmer que dans les cellules nerveuses de Sangsue, le vacuome, le chondriome et les lipoides sont accumulés dans une zone commune, étroitement spécialisée. Les imprégnations métalliques décèlent l'un ou l'autre de ces constituants, sous forme diffuse s'il s'agit de lipoides, sous forme de files d'éléments ou de filaments variqueux s'il s'agit du vacuome, et sous forme de filaments lisses s'il s'agit du chondriome. Les techniques argentiques sont plus électives pour le vacuome que les techniques osmiques; dans les deux cas, il n'est pas rare d'observer que les deux catégories d'éléments intriqués sont imprégnés, avec prédominance cependant, de l'une ou de l'autre formation. De sorte qu'il est extrêmement difficile au vu des images de **Bialkowska et Kulikowska** de déterminer exactement ce qu'elles ont imprégné. Le schéma de la figure 1 semblerait indiquer qu'elles ont imprégné le chondriome, mais les filaments assez lisses qu'elles représentent dans ce schéma et qu'elles décrivent dans leur texte sont plutôt variqueux dans la figure 2; quant aux figures 9 et 10 elles ne montrent que des points noirs indistincts qui semblent être des éléments du vacuome perdus au milieu de lipoides diffus. Tout ce que l'on peut dire en l'absence de documents plus précis, c'est qu'elles ont imprégné *quelque chose* dans la zone de Golgi. Pour nous, en tous cas, la cellule nerveuse de Sangsue, du type cellule géante comprend quatre zones concentriques (fig. XIII) :

a) Une zone périnucléaire, correspondant à la zone alvéolaire périnucléaire d'**Apathy** (fig. XIII; *a. p*) qui renferme du vacuome, du chondriome et des lipoides diffus accumulés au contact des éléments vacuolaires.

b) Une zone plus externe que la précédente, correspondant à la zone chromatique interne d'**Apathy** (fig. XIII; *ch. i*) et renfermant des corps de Nissl et des neurofibrilles.

c) Une deuxième zone à vacuome et chondriome correspondant à la zone alvéolaire interne d'**Apathy** (fig. XIII; *a. i*) et pouvant être reliée à la zone *a*) par un ou plusieurs prolongements (fig. XIII; *p* et fig. XII, dans *cg* et *cg'*).

d) Une zone périphérique à corps de Nissl et à neurofibrilles répondant à la zone chromatique externe d'Apathy (fig. XIII; *ch. e*) et présentant de nombreux prolongements névrogliaux (fig. XIII; *ng*) qui n'ont rien à faire avec l'appareil trophospongiaire représenté, on l'a vu, par les zones alvéolaires, les zones à vacuome, *a*) et *c*).

Dans les cellules de petite taille, on ne peut distinguer que deux

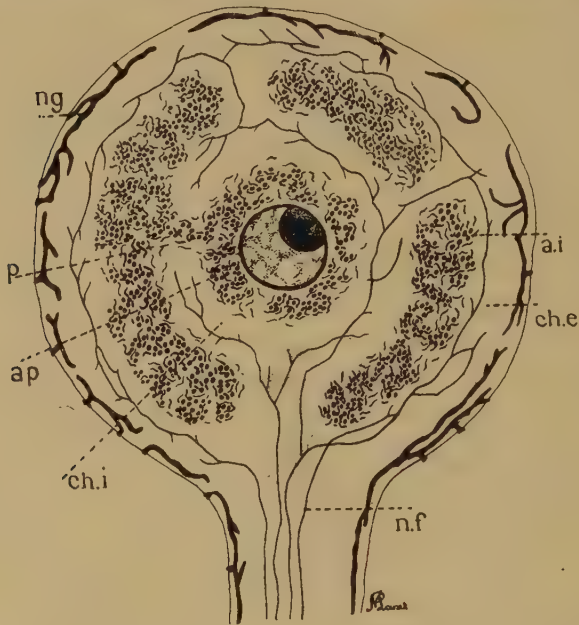


FIG. XIII. — Schéma d'une cellule nerveuse géante d'*Hirudo medicinalis*.

a.p. : zone périnucléaire renfermant du chondriome et du vacuome (zone alvéolaire périnucléaire d'Apathy);
a.i. : Deuxième zone renfermant du chondriome et du vacuome (zone alvéolaire interne d'Apathy), et reliée à la première par le « pont » *p.*;
ch.i. : zone chromatique interne à neurofibrilles (*n. f*) et à corps de Nissl.
ch.e. : zone chromatique externe à neurofibrilles et à corps de Nissl; elle se laisse pénétrer par des prolongements névrogliaux *n.g.*

zones, l'une à vacuome et chondriome, périnucléaire, et une zone externe à corps de Nissl, à neurofibrilles et à prolongements névrogliaux.

e) CELLULE NERVEUSE DES VERTÉBRÉS.

Ayant adopté le point de vue de Weigl que l'appareil de Golgi de la cellule nerveuse des Céphalopodes constitue une sorte de tran-

sition entre l'appareil des Gastéropodes à éléments nettement isolés et celui des Vertébrés, des Vers et des Hirudinées à éléments plus ou moins anastomosés, nous arrivons maintenant au terme de cette série morphologique : la cellule nerveuse des Vertébrés.

C'est cette cellule qui a été le plus étudiée; c'est elle, on le sait, qui a servi de base aux remarquables travaux de **Golgi** et de son école. Aussi, ne reviendrons-nous pas sur l'abondante littérature du sujet qui a d'ailleurs fait l'objet d'analyses soignées telles que celle de **Duesberg** (1911). Depuis cette dernière, cependant, ont paru les importants travaux de **E. V. Cowdry** (1913) et de **Cajal** (1915); ces deux auteurs se sont préoccupés de situer les différents constituants de la cellule nerveuse, les uns par rapport aux autres. C'est ainsi que tous deux ont admis l'indépendance de l'appareil de Golgi vis-à-vis du chondriome, des neurofibrilles et des corps de Nissl, tandis qu'ils acceptent l'idée de l'homologation de l'appareil et du *trophospongium* de Holmgren, tout au moins *pro parte*, et étant bien entendu que cette dernière formation ne communique pas avec l'extérieur. **Penfield** (1921) combat au contraire cette homologation; **Cowdry** (1924) soumet le travail de cet auteur à une sévère mais judicieuse critique. Plus récemment, deux élèves du P^r Bowen, **Estermann et Gitlitz** (1927) ont repris l'étude de l'appareil de Golgi dans les cellules des ganglions spinaux. Ils traitent ces derniers par l'acide osmique pendant très peu de temps (trois jours et demi à sept jours) et observent que l'appareil ne se présente pas sous la forme de filaments ou de canaux mais sous la forme de corps plus ou moins discrets, de lamelles plates ou rubanées, « in the form of a plate-work with certain portions along the edges turned up or down at right angles to the plane of the slide ». Cette structure leur paraît apporter un argument sérieux contre l'homologation de l'appareil et du *trophospongium* de Holmgren.

Nous avons, pour notre part, étudié la cellule nerveuse des ganglions spinaux de Sélaciens, de Batraciens, de Reptiles et de Mammifères adultes. Notre étude a porté également sur des individus jeunes et même sur des larves ou des embryons. On sait en effet depuis **Golgi**, **Fañanas** (1912) et **Cajal** (1915) que les cellules nerveuses embryonnaires possèdent un appareil de Golgi polarisé

et beaucoup moins développé que les cellules adultes; c'est au cours du développement, mais assez tard déjà dans l'ontogénèse, que se développe le réseau caractéristique de la cellule adulte, et qu'il s'étend à presque tout le cytoplasme. **Subba Rau et Ludford (1923)** ont confirmé récemment les résultats de leurs prédécesseurs. Il nous

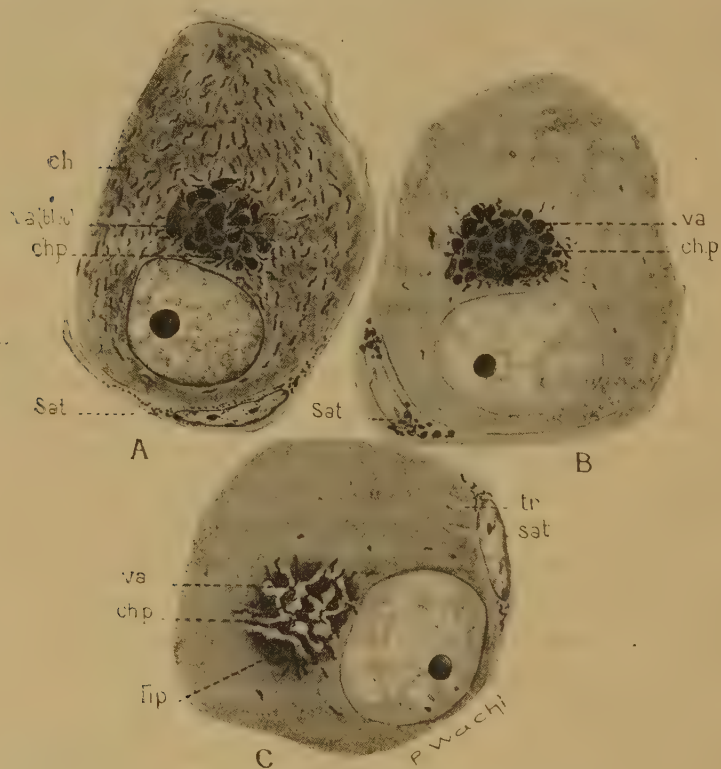


FIG. XIV. — Cellule nerveuse de têtard de *Bufo vulgaris*.

- A Technique de Volkonsky : *va* vacuome coloré en bleu sur la préparation; *chp* : chondriome périvacuolaire; *ch* : chondriome ordinaire; *sat* : cellule capsulaire satellite.
 B Technique argentique; *va* : vacuome imprégné; *ch. p* : chondriome périvacuolaire dont quelques éléments se sont imprégnés; *sat* : cellule satellite, avec son vacuome imprégné.
 C Technique lipoidique (Dietrich modifié); *va* : vacuome sous forme de canalicules ou lacunes claires; *ch. p* : chondriome périvacuolaire; *lip* : lipoides diffus; *sat* : cellule satellite avec ses prolongements (*tr*). Même résultat avec certaines imprégnations métalliques.

a paru intéressant d'observer de jeunes cellules nerveuses afin de vérifier si le vacuome suivait une évolution parallèle à celle de l'appareil de Golgi.

La cellule nerveuse des Batraciens subit, dans les très jeunes larves, une évolution comparable à celle des autres cellules soma-

tiques, évolution qui sera décrite ultérieurement (cf. développement embryonnaire, voir aussi **Hope Hibbard**, 1928 b) et qui ne présente pas pour le sujet actuel un intérêt particulier. Ultérieurement, lorsque les dernières traces de réserves vitellines, graisseuses, ou lipoïdiques, ont disparu, on constate vitalement l'existence, en une région bien déterminée de la cellule, d'un amas de vacuoles assez réfringentes et facilement colorables par le rouge neutre; la coloration n'est cependant jamais extrêmement intense, il semble que le contenu de ces vacuoles soit assez condensé. Le noyau étant fortement excentrique, c'est au milieu de la zone laissée libre par lui dans le cytoplasme que l'on rencontre cet amas vacuolaire. La plupart des vacuoles sont nettement individualisées; certaines ont cependant tendance à s'anastomoser. Entre les vacuoles sont accumulés de nombreux et courts chondriocontes qui semblent d'ailleurs diverger de cette aire dans le cytoplasme. A un stade plus avancé, on observe une dispersion considérable des éléments du chondriome qui occupent tout le cytoplasme et tendent à s'orienter parallèlement au grand axe de la cellule; le vacuome, lui, occupe toujours la même zone et un grand nombre de chondriocontes serpentent entre ses éléments, accolés à eux, et les embrassant dans leur concavité, dans tous les plans et dans toutes les directions.

Les techniques mitochondriales, en particulier celle de Volkonsky, permettent de retrouver, parfaitement conservés et individualisés ces divers constituants cytoplasmiques : c'est ainsi que plusieurs fois le vacuome, au lieu d'apparaître en clair au sein du cytoplasme, s'est montré à nous sous forme de corpuscules de même localisation, de même taille et de même comportement que les vacuoles observées *in vivo*, mais admirablement *colorés en bleu* contrastant nettement avec le fond légèrement rose du cytoplasme, et avec les mitochondries pourpres. Cette observation doit être rapprochée à notre avis de celle de **Besta** (1910) qui, sur de jeunes Mammifères a pu, après une fixation au formol et un mordantage au molybdate d'ammoniaque, colorer en bleu par la thionine diluée une formation qui semble bien correspondre à l'appareil de Golgi. Nous verrons d'ailleurs ultérieurement que ce phénomène n'est pas l'apanage de la cellule nerveuse.

Les techniques lipoïdiques ne colorent pas les éléments du vacuome, mais elles mettent en évidence au contact même de ces éléments une

accumulation de lipoides diffus et de chondriocontes tout à fait caractéristique (fig. XIV, C).

Les techniques destinées à la mise en évidence de l'appareil de Golgi montrent deux catégories de figures : l'une, la plus fréquente, correspond trait pour trait à l'image du vacuome vue sur le vivant ou colorée par la technique de Volkonsky ; il s'agit d'éléments individualisés ou quelquefois anastomosés, imprégnés en entier ou partiellement, sous forme de dictyosomes isolés ou fusionnés parfois deux à deux (fig. XIV, B). Le groupement affecte la même disposition, le même volume et le même nombre approximatif d'éléments que le vacuome. Une autre image est celle que fournissent des éléments bacillaires, incurvés ou un peu tortueux, limitant des lacunes qui correspondent sans aucun doute aux éléments du vacuome réservés ici en clair par l'imprégnation (fig. XIV, C) ; il n'est pas rare d'observer que ces filaments sont pour ainsi dire noyés dans une sorte de plage grise diffuse et comme trouée par les éléments du vacuome : ces bâtonnets, ces filaments, ne sont pas autre chose que le chondriome intervacuolaire (*ch. p*) plus ou moins associé selon les cas aux lipoides diffus (*lip*) accumulés au contact des vacuoles.

Ces observations ont pu être répétées avec des résultats absolument superposables sur des embryons de Sélaciens (*Scylliorhinus canicula* Gill) et sur des embryons de Mammifères (Cobaye et Rat).

Chez tous ces animaux, au cours du développement, on constate que les éléments vacuolaires se dispersent dans tout le cytoplasme, pour ne laisser libres chez l'adulte qu'une zone périphérique et aussi une étroite zone périnucléaire, certains éléments parvenant néanmoins parfois jusqu'au contact du noyau. L'observation vitale montre chez l'adulte que ces vacuoles sont en nombre considérable ; cependant, elles sont d'autant plus nombreuses qu'elles sont plus petites. Or, la taille moyenne des vacuoles varie dans un même ganglion avec chaque cellule, et l'on peut parfaitement observer dans deux cellules contiguës des vacuoles dont le volume est dans le rapport de 1 à 2 et même 1 à 4. Les petites vacuoles sont très souvent disposées en séries, dans lesquelles elles peuvent conserver leur individualité ou au contraire apparaître accolées et anastomosées en files variqueuses, plus ou moins longues et plus ou moins

contournées. Plusieurs files peuvent se rencontrer, former une sorte de confluent nodal ou une plage irrégulière constituée de nombreux éléments juxtaposés. L'ensemble rappelle beaucoup l'aspect que nous avons décrit dans le stade 1 de la glande salivaire du Chironome. Les grosses vacuoles sont au contraire dans la grande majorité des cas nettement individualisées; il arrive cependant parfois qu'elles constituent de courts boyaux ou qu'elles soient réunies par une fine anastomose. Dans tous les cas, le chondriome est intimement mélangé au vacuome dont il borde souvent étroitement les éléments.

Les techniques mitochondriales permettent de retrouver avec la plus grande netteté ces différents éléments; le vacuome, en particulier, se rencontre le plus souvent sous la forme de canalicules vari-queux présentant une disposition superposable à celle vue sur le frais. L'aspect canaliculaire est cependant notablement exagéré; il est toujours impossible de découvrir aucune communication de ces canalicules avec l'extérieur. Or, il ne peut faire de doute qu'ils correspondent à une partie du *trophospangium* de Holmgren, l'autre partie étant constituée par les lacunes périphériques dues à la pénétration d'éléments conjonctifs dans le protoplasme de la cellule nerveuse; *mais ces deux parties restent parfaitement indépendantes*. Enfin, il arrive parfois, mais d'autant plus rarement qu'on s'adresse à un animal plus âgé, que l'on puisse colorer en bleu ces canalicules, réalisant ce que nous avons signalé plus haut chez la larve de Batracien et ce que **Besta** avait obtenu en 1910.

Les techniques lipoidiques laissent ces canalicules absolument incolores, mais elle démontrent parfaitement le chondriome et aussi une très légère condensation lipoidique diffuse au contact même des éléments canaliculaires. Cette condensation est plus forte et plus nette autour des amas vacuolaires ou confluent-nodaux que nous avons décrits plus haut.

Les techniques de démonstration de l'appareil de Golgi fournissent presque constamment l'imprégnation de ces canalicules, par conséquent des éléments du vacuome. Mais l'imprégnation peut dans de nombreux cas être seulement partielle, mettant en évidence une part minime de ces derniers; c'est la règle pour les imprégnations osmiques courtes pratiquées par certains auteurs. Il est à remarquer que les plus belles figures ont été obtenues par **Misch** (1903) qui

laissait séjourner son matériel pendant dix-neuf à vingt-deux jours dans l'acide osmique. Le travail de cet auteur doit être considéré comme un modèle d'imprégnation osmique et nous ne pouvons que confirmer entièrement ses descriptions : elles concordent admirablement avec nos préparations et nos examens vitaux. Dans le cas du Cobaye par exemple (sa fig. 5; notre fig. XV, A) il figure un réseau formé de *rangées de grains* ou de filaments variqueux; le réseau

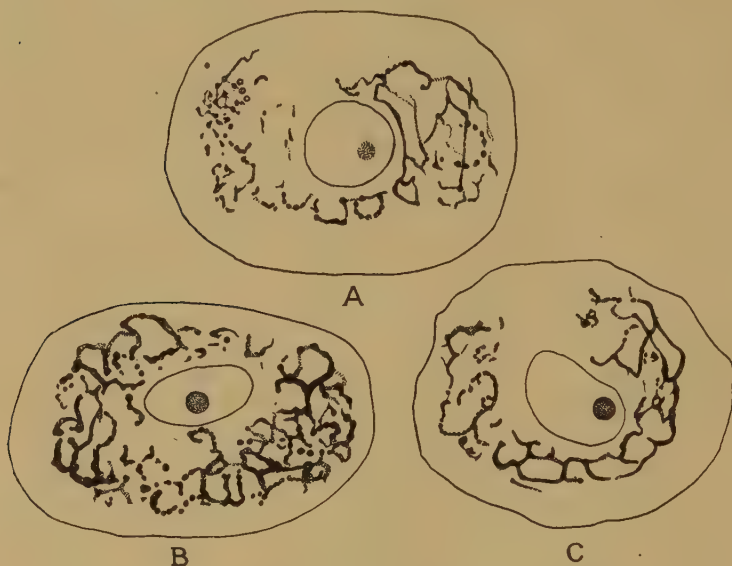


FIG. XV. — Cellules nerveuses de divers Vertébrés (d'après Misch; similigravures reproduites en photogravure).

A Cellule de ganglion spinal de *Cavia Cobaya*.
 B Cellule du ganglion de Gasser de *Mus musculus*.
 C Cellule du ganglion de Gasser de *Tropidonotus natrix*.

de *Mus musculus* est la reproduction extraordinairement fidèle de l'aspect observé *in vivo* (fig. 6 de l'auteur; notre fig. XV, B), elle a été obtenue après trente-six jours d'imprégnation. Chez *Tropidonotus natrix* (sa fig. 12, notre fig. XV, C) on retrouve également les cordons plus ou moins variqueux provenant de l'anastomose des vacuoles et les chapelets granuleux et contournés qu'elles constituent parfois.

Les fixations paraissent rétracter considérablement les vacuoles ou les cordons résultant de leur anastomose; c'est là la raison pour laquelle certains appareils sont si grêles. Si, à cet artefact s'ajoute

une imprégnation défectueuse par l'osmium, on obtient quelques filaments qui ne sauraient donner une idée exacte de la réalité. Cette rétraction peut provenir de la coagulation du contenu vacuolaire qui, dans la cellule nerveuse, paraît assez condensé; en effet, il n'est pas rare d'observer des images d'altération fort instructives, sur lesquelles **von Bergen** (1904) a déjà attiré l'attention (cf. ses fig. 7 et 8, pl. 29) : il s'agit de l'imprégnation d'une formation filamenteuse qui apparaît en noir au milieu d'un canalicule clair (fig. XVI, *f*), rappelant de très près par conséquent les formations vacuolaires, pseudomitochondriales que **Guilliermond** a décrites dans la cellule végétale et que **Benoît** (1925) a retrouvées dans certaines cellules de l'épididyme. Il s'agit évidemment, dans ces cas, de la mise en évidence d'un contenu vacuolaire dense et fortement rétracté, et ayant de ce fait perdu contact avec les parois des vacuoles. Toutes ces images proviennent d'ailleurs, nous ne saurions trop y insister, de techniques défectueuses et d'imprégnations insuffisantes pour permettre à l'osmium de se déposer en totalité dans les éléments du vacuome. C'est également à cette catégorie d'artefact qu'il faut rapporter les images de filaments bordant intimement un canalicule clair : ici (fig. XVI, *c*) le contenu vacuolaire s'est rétracté en abandonnant une paroi de la vacuole et en restant accolé à l'autre; d'autres fois, à côté de canalicules parfaitement imprégnés (*a*), on pourra en observer d'autres, absolument vierges d'imprégnation (*tr.*). Enfin, dans quelques cas plus rares, il peut arriver que seul, le chondriome (*ch*) bordant les vacuoles ait été imprégné, donnant des images de filaments extrêmement grêles; parfois aussi, l'osmium aura noirci certaines plages lipoidiques cernant des vacuoles ou des groupes de vacuoles (*nod.*). Toutes ces figures, variables avec les fixations et les techniques, sont inintéressantes en soi, mais nous croyons devoir les décrire parce qu'elles sont responsables des innombrables contradictions qui divisent les auteurs; or, en l'absence d'examen vital, il était jusqu'ici impossible d'affirmer que l'une d'entre elles était plus authentique que telle ou telle autre. Les imprégnations argentiques fournissent des résultats absolument analogues à ceux que nous venons de décrire pour les techniques osmiques. Ces dernières donnent plus fréquemment et plus facilement un résultat, mais nous venons de voir que la valeur

de ce résultat est souvent au plus haut point contestable; les techniques à l'argent sont plus difficiles à réussir mais l'imprégnation est rarement infidèle, elle est beaucoup plus complète et les images fournies sont en général plus conformes à la réalité que les précédentes (fig. XVI, *va*, *fi*, *ca*). Les techniques de Cajal et de Da Fano sont particulièrement favorables, nous n'en voulons pour preuve que les admirables figures de **Cajal**; nous avons pu, dans la grande majorité des cas, reconnaître sur le vivant les dispositions décrites par le savant espagnol et les retrouver sur les préparations imprégnées par sa méthode ou par celle de Da Fano. Les types de reticulum fragmenté (fig. 35 G et E, fig. 36 B; 40 A; 42 B et C; 51 C; 53, etc. de **Cajal**) correspondent sans nul doute à un vacuome constitué d'éléments isolés, et la plupart des autres types représentent des vacuoles anastomosées. Les vacuoles ou les cordons qui résultent de leur anastomose peuvent être imprégnés en totalité, ou bien ces éléments montrent une périphérie plus foncée et un centre plus clair, réalisant le type classique du dictyosome. Les conditions de précipitation et de coagulation du contenu vacuolaire imposent évidemment quelque variabilité aux images obtenues; les imprégnations un peu incomplètes peuvent parfois donner des résultats analogues à ceux des imprégnations osmiques. Il n'en est pas moins vrai que, dans tous les cas, la part du vacuome dans la formation du réseau est absolument prépondérante et maintes fois même absolument exclusive. De plus, si l'on décolore les préparations les mieux réussies, au permanganate et à l'acide oxalique, on n'a aucune peine, en pratiquant une coloration de fond, à déceler en clair un système lacunaire qui n'est pas autre chose que le vacuome, c'est-à-dire une partie du *trophospungium* de Holmgren. Ces résultats sont en parfait accord avec ceux du grand savant espagnol dont nous rappellerons une phrase caractéristique : « Limitarémonos á afirmar, de acuerdo con Weigl, que el sistema de conductos vacios, reproducidos á menudo por Holmgren y sus discipulos, y confirmados también modernamente por Bensley y Cowdry á favor de metodos especiales que suministran imágenes negativas y positivas, seria motivado por el uso de fijadores o de reactivos capaces de disolver parcial ó totalmente el neuroespongium (reticulo de Golgi); mientras que las formas macizas (cordones anastomosados, etc.) ordi-

nariamente dibujadas por los investigadores que se han servido de métodos impregnadores, resultan de que el ácido ósmico (método de Kopsch), los bicromatos (proceder antiguo de Golgi) y el nitrato de plata (moderna técnica de impregnación), fijan é insolubilizan el contenido de los huecos, que posee la propiedad de atraer los precipitados metalicos ». La simple citation du nom de **Bensley** qui a assimilé le premier le système vacuaire des végétaux au trophosponge de Holmgren, et partant, à l'appareil de Golgi, montre

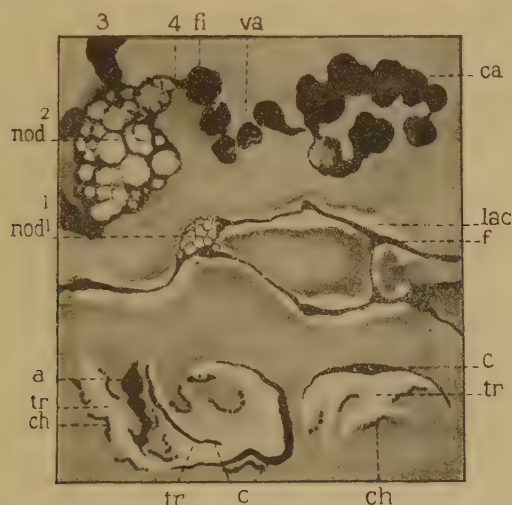


Fig. XVI. — Quelques images fournies par les imprégnations, dans la cellule nerveuse.

va : vacuole isolée, imprégnée en totalité; *fi* : file de vacuoles imprégnées; *ca* : vacuoles anastomosées en un canalicule; *nod* : confluent nodal de 4 canalicules (1 à 4) dont les vacuoles n'ont pas été imprégnées, les lipoides périvacuolaires ayant pris l'imprégnation; *nod 1* : confluent nodal plus petit; *f* : contenu du vacuome rétracté et imprégné sous forme d'un filament; *lac* : espace clair dû à la rétraction du contenu vacuaire; *tr* : vacuome altéré et non imprégné (trophosponge, lacunome); à côté, une partie du vacuome, *a* : s'est cependant imprégnée; *ch* : chondriome périvacuolaire imprégné; *c* : contenu du vacuome rétracté le long de la paroi.

que **Cajal** admettait dès 1915 l'homologation du vacuome animal au vacuome végétal, homologation que devaient confirmer, on le sait, **Guilliermond et Mangenot**. Nous trouvons dans un récent « advance abstract » de deux collaborateurs du P^r Cowdry, **W.-P. Cowell et G.-H. Scott** la confirmation de cette homologation que nous soutenons ici. Les auteurs américains ont, comme nous l'avons déjà dit, coloré vitalement des cellules des cornes ventrales et des ganglions spinaux de Souris blanche et de jeunes Lapins. Après coloration par le rouge neutre, ils traitent individuellement

ces cellules par les imprégnations osmiques et argentiques, en suivant pas à pas le processus d'imprégnation; ils en concluent qu'il y a une parfaite coïncidence entre les granules colorables par le rouge neutre et l'appareil de Golgi fourni par les techniques d'imprégnation, textuellement : « The findings support the hypothesis advanced by Parat and his coworkers that the Golgi apparatus results from the treatment of neutral red-stainable granules with silver and osmic acid.... »

* * *

En résumé la cellule nerveuse, en général, renferme, outre les neurofibrilles et les corps de Nissl, les éléments du *chondriome* et ceux du *vacuome*. Ces derniers sont nettement individualisés chez les Gastéropodes et les Crustacés de telle sorte qu'imprégnés par les techniques osmiques et argentiques ils se présentent toujours sous la forme de dictyosomes. Chez les Hirudinées et les Céphalopodes, les éléments du vacuome manifestent une certaine tendance à s'aligner, à se disposer en séries linéaires ou en chapelets plus ou moins contournés dans lesquels s'observent des fusions et des anastomoses en filaments plus ou moins longs et plus ou moins variqueux. Chez les Vertébrés enfin, cette tendance atteint son maximum mais on n'observe jamais cependant un système vacuolaire aussi continu que chez les végétaux.

Dans tous les cas, le vacuome correspond au système trophospongial de Holmgren *pro parte*, étant bien entendu que l'on entend par ce terme le système homologue de celui qui a été décrit dans les cellules intestinales et pancréatiques par exemple et qui appartient bien à la cellule nerveuse, ne communique pas avec l'extérieur et a été imprégné sous le nom d'appareil de Golgi. Le système de lacunes périphériques que Holmgren croyait être en communication avec le précédent est absolument indépendant de lui, n'a rien à voir avec le vacuome ou appareil de Golgi et est en rapport avec les éléments conjonctifs péricellulaires qui pénètrent plus ou moins la cellule nerveuse ou se logent plutôt dans les espaces que leur laisse l'« appareil fenêtré ».

II. — EPITHÉLIUMS DE REVÊTEMENT

Nous envisagerons le cas des épithéliums pavimenteux et nous laisserons celui des épithéliums prismatiques pour un travail ultérieur.

a) Epithéliums pavimenteux simples.

L'endothélium vasculaire des Vertébrés, ou leur endothélium péricardique, le revêtement endothélial de la cavité palléale et des branchies de Céphalopodes, le revêtement des canaux semi-circulaires de Poisson nous serviront d'exemples. Remarquons que ce matériel offre des facilités exceptionnelles pour l'examen vital, en raison du peu d'épaisseur des cellules et de leur transparence; les quatre premiers objets peuvent être prélevés sans aucune difficulté; le cinquième nécessite quelques coupes à main levée de l'organe auditif du Poisson (en l'espèce, *Salmo fario* L.).

L'endothélium vasculaire et l'endothélium péricardique des Vertébrés examinés vitalement, montrent des cellules à vacuome très nettement polarisé; les cellules du revêtement des canaux semi-circulaires présentent un vacuome qui manifeste une tendance nette à se répandre dans tout le corps cellulaire tout en conservant un maximum de localisation au contact du noyau, dans la concavité de ce dernier. Enfin, les cellules du revêtement palléal des Céphalopodes possèdent un vacuome absolument étalé en surface. Le chondriome, dans toutes ces cellules, est réparti dans tout le cytoplasme, mais dans les cellules nettement polarisées il est souvent fortement accumulé entre les vacuoles; il présente alors une orientation radiaire qui contraste avec celle des autres chondriosomes généralement disposés parallèlement au grand axe de la cellule.

Les techniques mitochondriales, dans des préparations parfaitement réussies, permettent de retrouver ces rapports entre les chondriosomes et les vacuoles, celles-ci réservées en clair, soit sous forme de corps isolés, soit sous forme de canalicules provenant de leur anastomose. Il est à noter qu'il est assez fréquent d'observer sur le vivant de telles anastomoses, mais il est cependant incontestable que la mort cellulaire favorise leur formation de façon exagérée. Les techniques lipoïdiques apportent les mêmes résultats; elles

permettent en outre d'affirmer que les vacuoles ne renferment pas de lipoides mais que ces derniers sont accumulés, tout au moins de façon diffuse, au contact des vacuoles.

Enfin, les techniques d'imprégnation fournissent les résultats suivants : dans les cellules endothéliales vasculaires et péricardiques,

on observe un amas de corps de Golgi de même localisation que les vacuoles, c'est-à-dire nettement accumulés au contact du noyau, et sur l'un de ses flancs, comme **Cajal** (1915, fig. 6 et 7) et **Ludford** (1925) l'ont figuré. Ces corps de Golgi peuvent être nettement individualisés, comme dans les figures 1 et 2 de **Ludford** et offrir l'aspect classique de dictyosomes, ou bien ils paraissent s'être fusionnés en un réseau grossier et souvent incomplet, comme dans la figure 3 de l'auteur anglais. Il est facile de comparer ce réseau avec celui que l'on observe sur le vivant dans des cellules mourantes où les vacuoles se sont exagérément fusionnées. On peut parfois, surtout avec les techniques osmiques, observer un réseau de même localisation mais beaucoup plus grêle; la comparaison avec le vivant permet d'affirmer qu'il s'agit du chondriome intervacuolaire.



FIG. XVII. — Revêtement épithélial des canaux semi-circulaires de *Salmo fario* étalé et imprégné.

a et b sont les cellules isolées dans la figure suivante.

Le revêtement de la cavité des canaux semi-circulaires est extrêmement aplati; on a vu que sur le vivant, après section à main levée, il se détache de la paroi en venant s'étaler aux yeux de l'observateur; de même, il n'est pas rare dans les coupes à la paraffine de rencontrer des lambeaux d'épithélium ayant abandonné la paroi et se présen-

tant en vue tangentielle (fig. XVII). Les cellules montrent un noyau réniforme dans la concavité duquel est localisée la plus grande partie de l'appareil de Golgi (fig. XVIII, A et B); il y a fort peu d'éléments qui passent au-dessus du noyau (en B; v'), mais il y en a quelques-uns qui l'encadrent littéralement (en A et B, v); (cette disposition est exactement celle que présente le vacuome de ces cellules *in vivo*). De plus, cet appareil est constitué, soit d'éléments isolés, de dictyosomes, soit de cordons cylindriques épais et variqueux sur la nature desquels l'examen vital ne saurait laisser de doute : il s'agit de vacuoles confluentes en canalicules tortueux et bossués. Ces prépa-

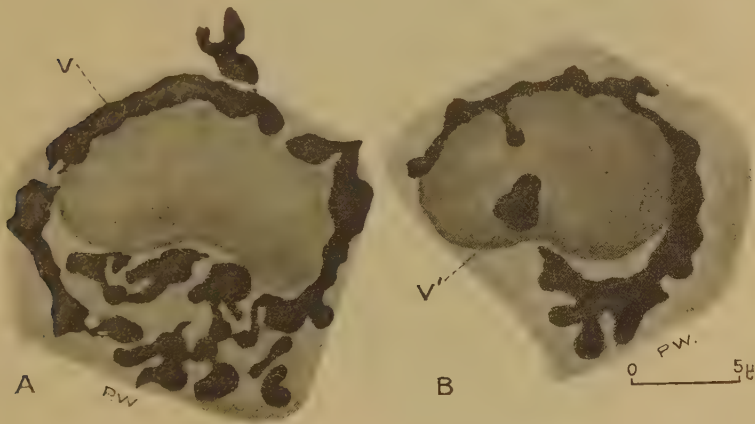


FIG. XVIII. — Revêtement épithélial des canaux semi-circulaires;
A et B cellules isolées à un plus fort grossissement (cellules a et b de la figure précédente).
 v : éléments du vacuome encadrant le noyau. Comparer avec le stade 6 du Chironome.
 v' : élément isolé, plus superficiel que le noyau.

rations offrent l'avantage (comme celles du Chironome) de montrer des cellules en totalité, n'ayant pas subi de section; c'est un des meilleurs objets, lorsque l'imprégnation est réussie, pour démontrer la nature canaliculaire du réseau de Golgi, formé de vacuoles anastomosées ou, lorsque les éléments sont isolés, pour prouver leur parfaite concordance avec les éléments vacuolaires observables sur le vivant.

Les cellules du revêtement palléal des Céphalopodes montrent en section une épaisseur fort minime, le noyau est ovoïde et aplati; il est recouvert d'une couche d'éléments de Golgi qui descendent quelque peu sur ses flancs. Lorsque ces cellules sont vues tangentiellement, on observe aisément la disposition des corps de Golgi qui

sont accumulés en surface de façon identique à celle des éléments du vacuome (fig. XIX). D'ailleurs l'examen au fort grossissement

ne fait que confirmer cette homologation (fig. XX). Entre les éléments vacuolaires, il n'est pas rare d'observer (fig. XIX et XX) quelques mitochondries qui ont noirci par l'imprégnation.

b) Epithéliums pavimenteux stratifiés.

On sait que quelques auteurs se sont attachés à l'étude de la cellule épidermique des Mammifères, de ses constituants et de leur destinée. C'est surtout à Regaud et Favre (1910 et 1912), à Firket (1911), à Branca (1907 et 1911) puis à Kollmann et Papin (1914) que l'on doit les notions relatives au chondriome; Cajal (1915), Tello (1923) et plus récemment Ludford (1925) ont étudié surtout l'appareil de Golgi.

I. — Observations vitales.

Nous avons étudié les cellules épidermiques de Rat blanc nouveau-né en coloration vitale : les cellules basales montrent un amas

vacuolaire très tassé, situé au pôle apical et descendant quelque peu le long des flancs de la cellule. Le chondriome filamenteux et assez

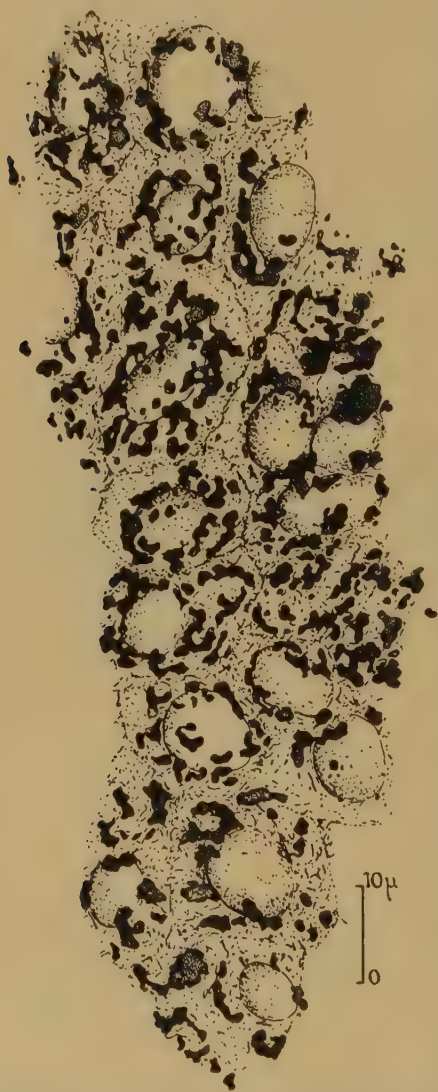


FIG. XIX. — Revêtement palléal de jeune *Sepia officinalis*, étalé et imprégné à l'argent.

flexueux monte parallèlement au grand axe de la cellule; un certain nombre de ses éléments s'insinue entre les vacuoles apicales et serpente entre elles. Parmi ces éléments, on observe d'assez nombreuses gouttelettes réfringentes qui se colorent par le mélange « nadi » : il s'agit donc de graisses. Les cellules malpighiennes les plus proches de l'assise germinative montrent un amas vacuolaire presque aussi dense que les cellules basales, mais plus étalé dans un sens parallèle à la surface de la peau, et manifestant quelque tendance

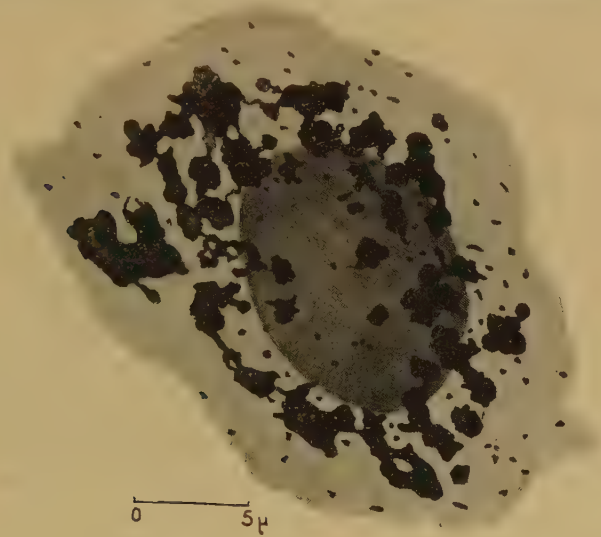


FIG. XX. — Une cellule entière isolée, du revêtement palléal de jeune *Sepia officinalis*.

Grains et bâtonnets mitochondriaux, entre les vacuoles imprégnées par l'argent.

à la dispersion de ses éléments; en tous cas, il en est parmi eux qui descendent le long des flancs du noyau et qui peuvent même atteindre l'espace sous-nucléaire. Cette tendance va d'ailleurs gagner de plus en plus les cellules malpighiennes à mesure que l'on s'élève dans le corps muqueux. Aussi, dans les assises supérieures de ce dernier, ne constate-t-on plus l'existence d'un vacuome nettement polarisé : les vacuoles sont répandues presque uniformément dans toute la hauteur de la cellule, mais elles conservent toujours néanmoins des rapports intimes avec le noyau et s'écartent peu de lui; les plus petites sont logées de préférence à son contact et dans la région

inférieure de la cellule, les plus volumineuses étant au contraire localisées au pôle apical ou sur les flancs. Les plus petites se colorent *in toto* par le rouge neutre et sans difficulté, les plus grosses présentent souvent un contenu hétérogène et se colorent plus difficilement; parfois, il est possible d'observer des aspects qui rappellent ceux des grains rhagiocrines. On a, en tous cas, l'impression que le contenu vacuolaire tend à se condenser de plus en plus. Dans ces assises, le chondriome affecte la forme de filaments courts et assez flexueux ou de bâtonnets qui, au contraire du vacuome, ne présentent aucune localisation spéciale autour du noyau, sont répandus dans toute la cellule et serpentent entre les vacuoles dans la région périnucléaire. Entre ces éléments, le mélange « nadi » colore *mais seulement dans les assises inférieures du corps muqueux*, des granulations réfringentes de nature grasseuse. Dans le *stratum granulosum*, le vacuome est beaucoup plus réduit; il comprend un certain nombre de vacuoles périnucléaires entre lesquelles sont dispersées les granulations réfringentes de kératohyaline; il nous a paru, sans que nous osions l'affirmer catégoriquement en raison des difficultés de l'examen vital, que toutes les transitions existaient entre les vacuoles et ces granulations : certaines de ces dernières apparaissent en effet souvent cercleées de rouge à la façon des grains de vacuoles rhagiocrines. De plus, les plus petites granulations de kératohyaline sont sensiblement de même taille que les plus grosses vacuoles; enfin, petites granulations et grosses vacuoles sont surtout localisées au niveau de la base et des flancs du noyau, alors que les grosses granulations occupent principalement le pôle apical de la cellule où les éléments du vacuome sont au contraire très raréfiés. Le chondriome est toujours abondant et représenté par des chondriomites flexueux ou bacilliformes. Dans les couches les plus superficielles de l'épiderme nous n'avons pu mettre en évidence aucun élément du vacuome; mais on voit encore quelques mitochondries colorables par le vert Janus.

II. — Techniques d'imprégnation métallique.

Ces techniques montrent une évolution de l'appareil de Golgi exactement superposable à celle du vacuome (fig. XXIII) : même

localisation polaire dans les cellules basales où les dictyosomes ont tendance à se fusionner en un boyau épais, même désagrégation de ce groupement à mesure que l'on s'élève dans les couches supérieures du corps muqueux. Cette désagrégation de l'appareil a d'ailleurs été fort bien observée par **Cajal**, **Tello** et **Ludford** (cf. fig. 12, pl. 4 de cet auteur). Mais dans notre matériel, nous avons observé la disparition des dictyosomes dans les couches les plus superficielles de l'épiderme. Dans le *stratum granulosum*, les dic-

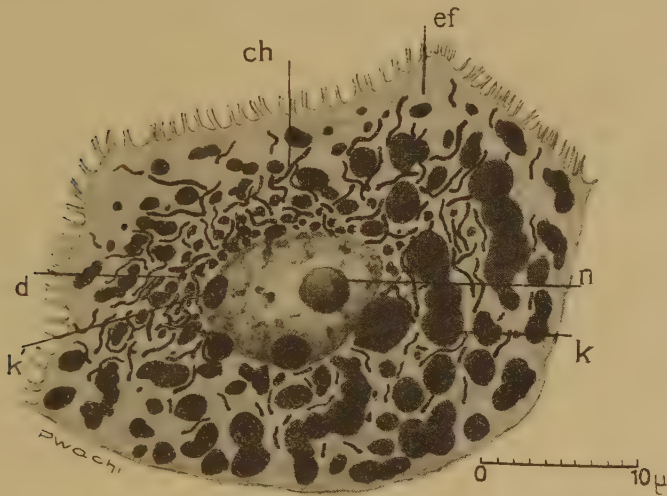


FIG. XXI. — Une cellule du *stratum granulosum* de la peau de jeune Rat blanc, imprégnée à l'argent et coupée obliquement. La partie basale de la cellule est tournée vers le haut. *ch* : chondriome; *d* : dictyosomes; *ef* : épitheliofibrilles; *k* : kératohyaline; *k'* : grain de kératohyaline déprimant la surface du noyau (mais ne provenant pas de lui); *n* : nucléole. Les épitheliofibrilles sont venues trop pâles et les dictyosomes trop foncés.

tyosomes sont encore présents; ils sont de préférence, comme les vacuoles, localisés à la partie basale de la cellule ou sur ses flancs (fig. XXI, *d*), ils sont généralement imprégnés *in toto* sous forme de corpuscules sphériques ou anguleux que **Ludford** a bien figurés. Il arrive cependant fréquemment qu'ils apparaissent comme des croissants chromophiles auxquels est appendue une portion incolore. Or, après virage au chlorure d'or et coloration secondaire au Mallory, par exemple, on constate que la portion non colorée par l'argent a pris violemment la fuchsine acide : il s'agit d'un grain de kératohyaline. Cette figure ne s'observe

qu'au niveau des plus petits grains de cette substance; en outre, dans des endroits où l'imprégnation a été incomplète, les grains de kératohyaline les moins volumineux sont nettement entourés d'une aréole claire en croissant correspondant à la partie chromophile du dictyosome. Cette observation rapprochée de l'examen vital tend à faire penser que le vacuome joue un rôle dans la formation des grains de kératohyaline. Or, **Kollmann et Papin, Ludford** ont admis la formation de cette substance aux dépens d'expulsions nucléolaires. Il nous a été impossible dans nos préparations de vérifier leur hypothèse; nous n'avons jamais vu d'issue de substances hors du noyau, aussi brutale que ces auteurs l'affirment. Nous n'avons même jamais trouvé de réactions de colorabilité communes aux nucléoles et aux grains de kératohyaline, si ce n'est avec l'hématoxyline ou le glychémalun, colorants d'ailleurs assez mal appropriés à la démonstration d'une telle parenté; le Mallory, le liquide de Mann, le carmin, la safranine au contraire, colorent très différemment ces deux catégories d'éléments. La technique ou Cajal-alcool nous a de plus fourni des renseignements intéressants en mettant en évidence (fig. XXII) soit le chondriome, soit (fig. XXI) à la fois le chondriome et les dictyosomes. Dans ce dernier cas, nous avons pu retrouver de façon fort nette, en particulier dans le *stratum granulosum*, les rapports des différents constituants de la cellule que nous avons pu observer sur le vivant.

III. — *Techniques mitochondriales et microchimiques.*

Les techniques mitochondriales, difficiles à réussir donnent souvent des résultats décevants et infidèles. Nous n'en voulons pour preuve que les figures 5 et 7 (pl. 3) de **Ludford** et même celles de **Kollmann et Papin** (1 et 3, pl. 2); il est fort probable que les mitochondries figurées par ces auteurs correspondent à des chondriocontes altérés; nous nous demandons jusqu'à quel point il n'en est pas de même de la fig. 1 de **Regaud et Favre** (1912) qui attribuent du reste de tels aspects à des états pathologiques minimes. Fréquemment, on n'obtient de résultats que dans les cellules basales ou dans les cellules des assises inférieures du corps muqueux, d'où l'idée assez courante dans la littérature que les mitochondries disparaissent au cours de la kératinisa-

tion. **Kollmann et Papin** ont cependant fait remarquer qu'il s'agissait souvent de décalages dans la différenciation de l'hématoxyline. Or, de bonnes préparations donnent des résultats analogues à ceux que nous avons précédemment décrits : le chondriome persiste jusque dans les couches les plus superficielles de l'épiderme ; il se résout en grains dans les cellules dégénérées et ne disparaît totalement que dans les éléments du *stratum disjunctum* ou ceux qui lui sont immédiatement sous-jacents (fig. XXII). Dans les cellules du *stratum granulosum*, le chondriome affecte les dispositions déjà décrites ; il ne prend aucune

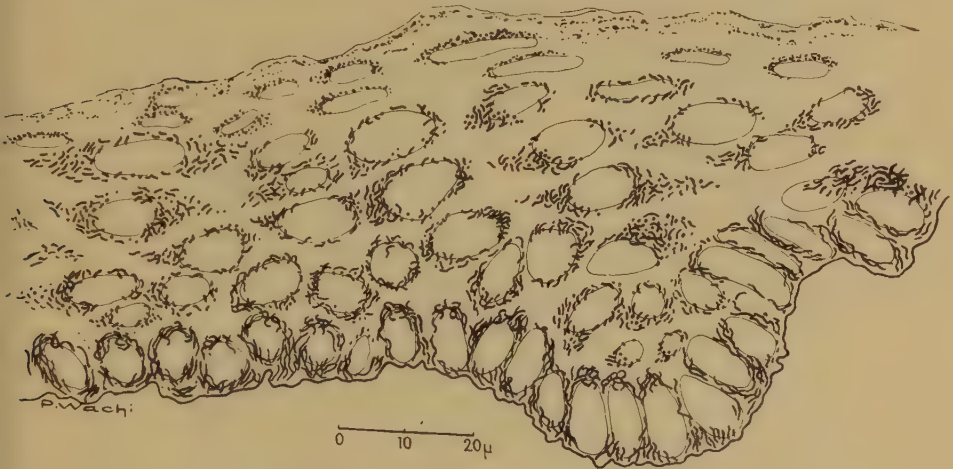


FIG. XXII. — Peau de Rat blanc nouveau-né imprégnée au Cajal-alcool et montrant uniquement le chondriome ; la figure est identique avec le Dietrich modifié.

part directe à la formation de la kératohyaline. Par ces techniques, il est d'autre part possible de trouver autour des plus minimes grains de kératohyaline, l'aréole claire correspondant au vacuome, que nous avons décrite plus haut. Enfin, la coloration de Volkonsky, si favorable à l'analyse nucléaire, ne permet de prouver aucune relation directe entre le noyau et la kératohyaline. Quels que soient les rapports très intimes que peut présenter cette substance avec le noyau, il est toujours possible de reconnaître l'artefact qui contribue à donner l'illusion d'« extrusions nucléolaires ».

Les techniques lipoidiques n'apportent pas de renseignement complémentaire important ; les techniques des graisses sont en parfait accord avec la technique vitale au « nadi » : les granulations

graisseuses sont localisées surtout dans la couche germinative et dans les assises inférieures du corps muqueux, ainsi que **Nicolau** et que **Kollmann et Papin** l'ont fait remarquer. Ces granulations disparaissent dans les assises supérieures de l'épiderme qui possèdent ces graisses à l'état diffus ainsi que **Nicolau** et **Kollmann et Papin** l'ont fait observer; comme ces derniers auteurs, nous admettons que cette graisse diffuse n'a aucun rapport avec les granulations de l'assise germinative et des couches les plus inférieures du corps muqueux puisque les assises supérieures de ce dernier sont dépourvues de l'une et de l'autre catégorie de graisses

Enfin, les techniques de détection du glycogène montrent une série de détails intéressants et assez différents des notions classiques que nous devons surtout à **Unna et Golodetz** (1908). En effet, contrairement à ces auteurs, nous avons trouvé du glycogène, non seulement dans le *stratum intermedium* (infrabasale), mais encore dans toutes les couches de l'épiderme, excepté les assises les plus superficielles du *stratum corneum*. Dans l'assise germinative, cette substance est représentée par quelques mottes isolées dans le cytoplasme, soit à la partie apicale soit à la partie basale; les mottes sont plus nombreuses dans les couches inférieures du corps muqueux, elles diminuent de volume mais augmentent de nombre dans les couches malpighiennes supérieures où elles encombrent littéralement le cytoplasme. Le *stratum granulosum* présente un glycogène diffus, réparti dans toute la cellule et englobant pour ainsi dire les constituants cytoplasmiques et les enclaves comme la kératohyaline. Enfin, dans les cellules à éléidine en plaques, le glycogène paraît beaucoup moins abondant, et au-dessus de cette couche, il tend à disparaître. Nous n'avons pu, par aucune méthode, même celle de Gelei pour la démonstration simultanée du chondriome et du glycogène, mettre en évidence un rapport quelconque entre l'apparition du glycogène et l'activité du chondriome ou du vacuome.

Si l'on rapproche les différents résultats que nous venons de décrire en ce qui concerne la répartition des quelques substances chimiques que nos techniques nous permettent de déceler, nous voyons que la graisse figurée (en granulations) est surtout abondante dans les assises inférieures du corps de Malpighi, là où le glycogène fait son apparition. Le glycogène augmente sensiblement à mesure

que l'on s'élève dans le corps muqueux, alors que les graisses diminuent; enfin la quantité de glycogène semble atteindre son maximum au même niveau que la kératohyaline et à un endroit où la graisse figurée est au minimum. Nous nous contentons de signaler ces faits, sans vouloir en tirer de conclusions pour ou

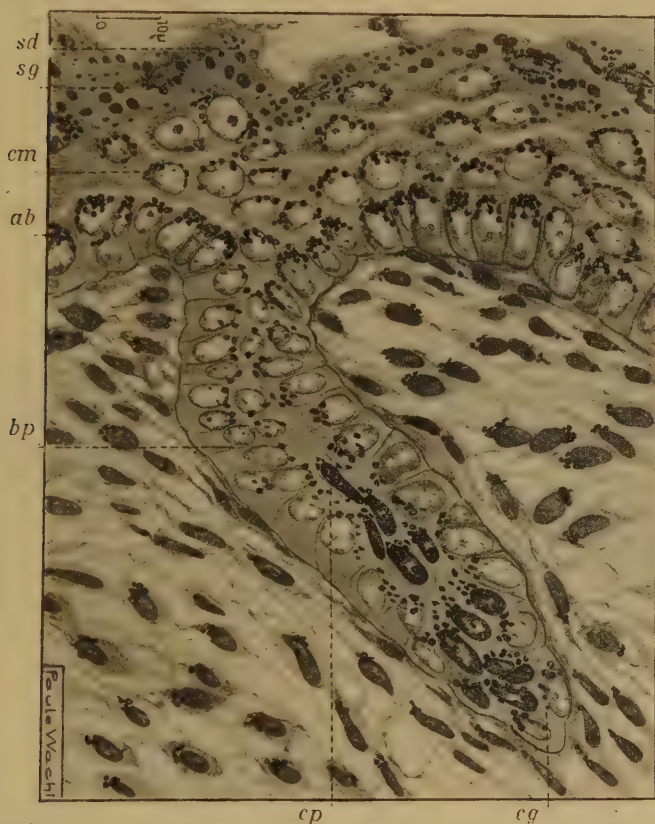


FIG. XXIII. — Peau et germe pileux de Rat blanc nouveau-né imprégné à l'argent.
ab : couche germinative; *cm* : corps muqueux; *sg* : stratum granulosum; *sd* : stratum disjunctum; *bp* : bourgeon pileux; *cp* : cône pileux; *cg* : cellules germinatives.

contre la théorie bien connue d'**Unna** relative à la dissociation de la kératohyaline, d'une part en glycoprotéide susceptible de donner du glycogène (qui finalement se transforme en graisse), et d'autre part en éléidine.

La peau de ce jeune Mammifère nous a également fourni l'occasion d'étudier la formation des poils et des ongles; leur étude apporte,

dans tous ses détails, une confirmation absolue de la concordance de nature, de topographie et d'évolution des éléments du vacuome et des dictyosomes constituant l'appareil de Golgi des pièces imprégnées; aussi, pour la brièveté et la commodité de l'exposition nous bornerons-nous à décrire ces dernières.

Le germe pileux, dès le début de sa formation, montre un change-

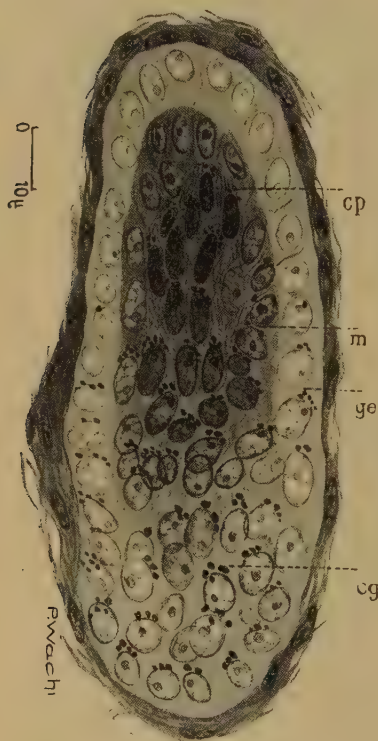


FIG. XXIV. — Jeune poil de Rat blanc nouveau-né coupé obliquement.

cg : cellules germinatives.
ge : gaine épithéliale externe;
m : manteau;
cp : cône pileux.

ment d'orientation des cellules qui le constituent, tel, que les éléments du vacuome (dictyosomes) manifestent eux aussi une différence dans leur orientation : c'est ainsi que les cellules basales de l'épiderme (fig. XXIII, *ab*) ont leur vacuome orienté vers la surface de la peau, tandis que dans les cellules moyennes du bourgeon pileux le vacuome s'oriente parallèlement à elle (fig. XXIII, *bp*) et que dans les cellules de l'extrémité, il reprend sa position initiale (fig. XXIII, *cg*). Ces variations sont particulièrement évidentes sur le vivant. Les cellules du *cône pileux* s'allongent, on le sait, verticalement et le vacuome se trouve logé au pôle apical du noyau (fig. XXIV, *cp*); leur protoplasme, au fur et à mesure qu'elles s'élèvent, prend un aspect filaire et le vacuome,

parallèlement à cette transformation, subit une diminution progressive du nombre de ses éléments, si bien que les cellules complètement kératinisées en sont entièrement dépourvues. Les cellules du *manteau*, qui montrent un vacuome nettement polarisé vers le haut (fig. XXIV, *m*) perdent elles aussi leur vacuome au cours

de l'élaboration de la trichohyaline; les cellules de la *gaine épithéliale externe* ont elles aussi un vacuome polarisé verticalement ou tout au moins obliquement (fig. XXIV, *ge*); aussi peut-on dire, en résumé, que l'orientation du vacuome des cellules du poil est fonction de l'évolution verticale des différents éléments de ce phénomène. En outre, comme dans la peau, nous voyons le vacuome

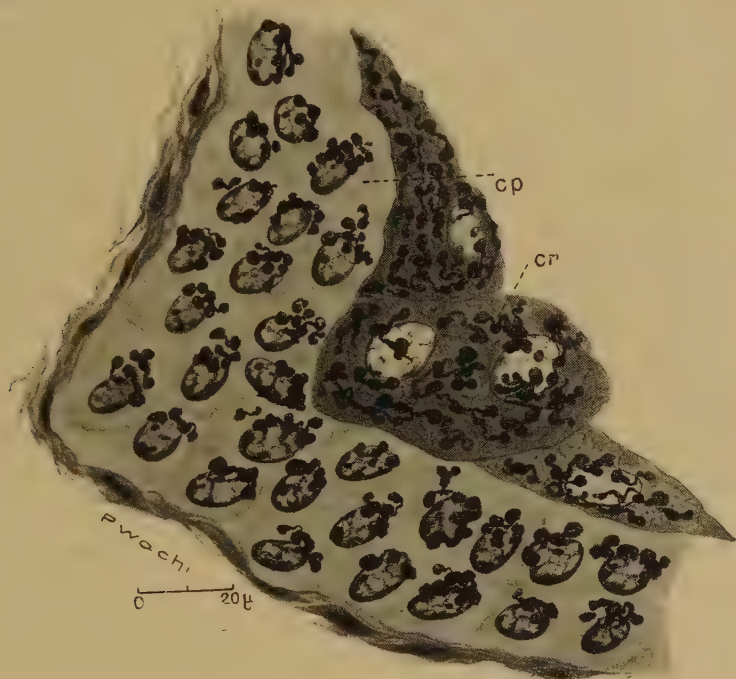


FIG. XXV. — Coupe oblique de vessie de Chauve-Souris (*Miniopterus Schreibersii*) imprégnée à l'argent.

cp : cellules profondes; *cr* : cellules recouvrantes.

disparaître au cours de la kératinisation, et ce, plus rapidement même que le *chondriome* qui, ici comme dans la peau, persiste encore longtemps sous une forme granuleuse dans les assises les plus proches de la *kératinisation totale*.

Ces dernières considérations sont d'ailleurs applicables également à l'ongle, dans lequel nous avons vu les cellules du corps muqueux commencer à perdre leur vacuome dans les régions les plus proches du limbe corné; seules les premières assises de ce limbe possèdent

encore quelques petites vacuoles logées au niveau des flancs du noyau, elles disparaissent rapidement un peu plus haut.

Ajoutons avant de terminer le paragraphe consacré aux épithéliums pavimenteux stratifiés que dans le cas où des épithéliums ne subissent aucune kératinisation (uretère, vessie, etc.) les cellules superficielles possèdent au contraire *un vacuome extrêmement développé* et correspondant de par ses caractères à l'appareil de Golgi décrit antérieurement par **Deineka** (1912) et **Cajal** (1915) (cf. sa fig. 20 et notre fig. XXV).

III. — LA CELLULE PANCRÉATIQUE EXOCRINE

Nous ne refferons pas l'historique des recherches relatives à l'appareil de Golgi dans cette cellule, cet historique ayant été fait et bien fait par un grand nombre d'auteurs. Nous nous contenterons de faire remarquer la diversité extraordinaire des images fournies par ces auteurs, le seul point commun de leurs figures étant la localisation supranucléaire de l'appareil. La contradiction n'est d'ailleurs pas seulement apparente dans la représentation de l'appareil, elle se fait jour encore de façon éclatante dans leurs descriptions. Aussi **Bowen** (1926) a-t-il, comme nous l'avons vu, cru éluder la difficulté en affirmant que l'appareil de Golgi était une substance éminemment plastique dont la morphologie ne présente au reste qu'un intérêt secondaire. **Morelle** (1925) expose une conception toute personnelle qui a le mérite de reposer sur des expériences précises : il pense en effet que dans la cellule pancréatique l'appareil de Golgi est en réalité une substance spéciale formant au sein du protoplasme une sorte de tache homogène ou alvéolaire, laquelle est susceptible de s'altérer au cours de l'osmication. Il constate effectivement que dans une même pièce, selon que l'on observe les cellules marginales ou au contraire celles de la profondeur, on remarque des différences notables dans la morphologie de l'appareil : « tache » dans les parties centrales, la formation de Golgi apparaît dans les zones superficielles comme formée de cordons, de travées épaisses, que l'auteur se refuse à reconnaître comme naturelles. Il rapproche ces observations « dans l'espace » d'autres observations « dans le temps » : des osmications courtes donnent à l'appareil un aspect de tache

homogène ou alvéolaire, des osmications plus prolongées amènent la formation de lamelles, puis de travées ou de cordons de plus en plus épais. Il admet que l'action de l'imprégnation est une action de *coagulation* et que le résultat de cette coagulation ne peut être considéré comme représentant l'aspect naturel de la formation de Golgi. Il en serait de même des canalicules de Holmgren; **Morelle** explique en effet cet aspect par un phénomène analogue de coagulation : au cours de la fixation, il se produirait « un ramassement de la substance de Golgi en gros cordons, puis la dissolution de ceux-ci ». L'on doit aussi noter que selon la conception de **Morelle** cette tache de Golgi serait nettement délimitée, rigoureusement localisée à une zone supranucléaire, ce serait véritablement une sorte d'enclave dans le cytoplasme. Cette enclave donnerait souvent l'impression d'être composée de deux substances distinctes, la substance périphérique vivement colorable formant une sorte de membrane autour de la partie centrale peu colorable; il y aurait donc une *apparathülle* et un *apparatinhalt* au sens de **Hirschler**. **Morelle** discute cependant cette apparence et met en doute la parfaite réalité de cette membrane d'enveloppe; il fait remarquer combien serait peu compréhensible la pénétration des chondriocontes qu'il observe au sein de la tache de Golgi, s'il existait une telle pellicule. Cette pénétration des chondriocontes au sein de l'appareil de Golgi est à notre avis un des faits les plus importants parmi ceux que **Morelle** a mis en valeur, les auteurs, à part **Saguchi**, ayant toujours eu tendance à nier l'existence du chondriome filamenteux dans cette zone supranucléaire. **Morelle** fournit des figures et une description absolument convaincantes de la disposition de ce chondriome dans cette zone protoplasmique; tandis que les chondriocontes de la région basale et de la région chondriocontale se montrent régulièrement orientés suivant l'axe de la cellule, dit-il, les éléments chondriocontaux qui plongent dans la formation de Golgi sont dépourvus de toute orientation caractéristique.

Cette question des rapports du chondriome avec l'appareil de Golgi nous amène tout naturellement à envisager les relations que peuvent présenter ces deux constituants cellulaires avec les produits d'élaboration, à savoir les grains de sécrétion. On sait que la théorie de la naissance des grains de sécrétion de la cellule pancréatique

aux dépens du chondriome, brillamment et ardemment défendue pendant de longues années par d'éminents histologistes comme **Laguesse** a résisté aux objections et aux arguments contradictoires de **G. Levi**, **Scott**, **F. Bremer**, **Calabresi**, etc. Cependant **Saguchi** (1920 b) tout en admettant la fragmentation du chondriome et son intervention directe dans la formation des grains de sécrétion attire le premier l'attention sur la possibilité d'une intervention de la substance de l'appareil dans l'élaboration. Mais le rôle physiologique de l'appareil quelque peu négligé par les auteurs qui ne lui accordaient généralement qu'un rôle passif dans l'élaboration, n'a réellement été bien mis en valeur que par **Nassonov** dont nous avons rapporté précédemment les conclusions (cf. p. 87). Plus récemment **Bowen** a repris la question et confirmé une grande partie des vues de **Nassonov**; il est cependant plus catégorique que ce dernier en ce qui concerne l'intervention possible du chondriome qu'il écarte définitivement, il n'admet pas non plus une transformation directe de la substance de l'appareil en produit de sécrétion : l'appareil est essentiellement un foyer d'activité synthétique.

Contrairement à **Bowen**, **Morelle** se rencontre avec **Saguchi** pour admettre que les chondriocentes fournissent en se fragmentant l'ébauche des granules zymogènes. Cette fragmentation n'a lieu que dans l'aire de la tache de Golgi, c'est-à-dire dans la « secreto-genous area » de **Saguchi**; jamais on ne trouve de granules en dehors de cette formation, ni sur sa face interne ni sur ses faces latérales. Il semble nécessaire d'admettre que les chondriocentes pénètrent du cytoplasme dans la formation de Golgi pour y subir des transformations; ces transformations seraient les suivantes : les chondriocentes se dissoudraient dans la substance de Golgi en formant des alvéoles qui paraissent précéder, dans cette substance, l'apparition des granules. L'auteur, comme tous ceux qui admettent une fragmentation du chondriome dans la formation des produits d'élaboration, est acculé naturellement au problème de la formation *de novo* de chondriosomes qu'il est incapable d'ailleurs de démontrer.

Ainsi donc pour **Saguchi**, fragmentation du chondriome et intervention secondaire du matériel de Golgi, lui-même véritable sécrétion; pour **Morelle**, même fragmentation dans la zone de Golgi avec intervention de la substance de cette zone amenant la transforma-

tion des chondriosomes en produit d'élaboration; pour **Nassonov**, triple hypothèse du réseau producteur de grains par transformation de sa propre substance ou du réseau, sorte d'intermédiaire entre le chondriome et les grains, ou encore de la naissance des grains dans le protoplasme avec croissance au contact du réseau. Enfin pour **Bowen**, naissance de petites vésicules claires au contact de la substance de Golgi, centre d'activité synthétique, sans intervention visible du chondriome, et croissance de grains de sécrétion aux dépens du matériel de ces vésicules. En réalité, en dépit de la forme souvent catégorique des affirmations de certains auteurs, il ressort de ce rapide aperçu que l'accord est loin d'être réalisé sur les modalités d'action de l'appareil de Golgi lors de l'élaboration.

Nous avons pour notre part étudié le pancréas d'animaux variés en utilisant un ensemble de techniques convergentes, y compris l'expérimentation physiologique avec contrôle *in vivo*. Un des meilleurs objets pour une telle étude est le pancréas de la grande Roussette, *Scyllium catulus* L. en raison des facilités qu'il présente pour une combinaison des techniques vitales et des techniques physiologiques. Nous commencerons donc par l'examen de la cellule pancréatique en état de mise en charge, nous envisagerons ensuite les modifications qui peuvent se produire après activation du fonctionnement pancréatique par la sécrétine, ou après l'action de la pilocarpine ou encore consécutivement à l'excitation du vague. Nous observerons enfin la cellule pancréatique à l'état de jeûne.

CELLULE PANCRÉATIQUE DE GRANDE ROUSSETTE AU STADE DE MISE EN CHARGE.

I. — *Observations vitales.*

Cette cellule est caractérisée par la taille très différente des grains de sécrétion, selon le degré de maturité auquel ils sont parvenus. C'est ainsi que très petits naturellement au début de leur formation, ils acquièrent rapidement un volume assez considérable pour diminuer fortement dans la suite. Les grains mûrs, de volume minime, sont évidemment accumulés à l'apex de la cellule; les grains volumineux sont concentrés autour d'une plage non immédiatement juxta-nucléaire située au contraire à une certaine hauteur au-dessus du noyau; il en

existe donc en assez grand nombre entre cette plage et le pôle supérieur du noyau; on peut même dire que c'est là leur lieu d'élection, car c'est immédiatement au-dessus de cette plage qu'ils diminuent rapidement de volume (Pl. IV, fig. 4 et fig. XXVI, A, du texte).

Dans la plage claire que nous venons de mentionner et qui, vue dans l'espace, apparaît comme sensiblement sphérique, on peut dans de bonnes conditions d'observation remarquer la présence de très petites vésicules renfermant un grain réfringent minuscule. La coloration vitale au rouge neutre met parfaitement en évidence ces vésicules mais laisse les grains incolores; il s'agit donc de grains rhagiocrines au sens de **Renaut**. Ainsi que l'avait observé cet auteur, la *vacuole rhagiocrine* dans laquelle le grain est inclus se présente en coupe optique comme un anneau ou un croissant colorable par le rouge neutre. Mais parmi ces vacuoles rhagiocrines existent des *vacuoles plasmocrines* (**Renaut**) c'est-à-dire colorables *in toto* par les colorants vitaux basiques de façon souvent intensive. Nous ne pensons cependant pas que l'on doive établir une barrière entre ces deux catégories de formation, tous les intermédiaires pouvant se présenter entre elles, et le cas du Chironome nous ayant appris que les plasmocrines précèdent toujours les rhagiocrines. A notre avis la plage claire en question renferme donc de jeunes vacuoles (plasmocrines) et des vacuoles plus évoluées ayant condensé leur contenu (rhagiocrines). Ces vacuoles en voie de condensation ont tendance à s'écarter de la plage centrale et à émigrer, surtout dans la zone supranucléaire. Rapidement d'ailleurs, elles perdent leur colorabilité par le rouge neutre, la coque colorable diminuant en même temps que le grain grossit. La croissance du grain semble être extrêmement rapide et chacun des éléments ainsi formés atteint bientôt une taille volumineuse. Nous avons vu que l'apex de la cellule renferme des grains beaucoup plus petits; il faut donc qu'ils aient subi à partir du stade que nous venons de décrire une condensation très considérable (Pl. IV, fig. 4 et fig. XXVI, A, du texte).

La coloration au vert Janus est fort belle et fort instructive : elle nous montre des chondriocotes filamenteux, lisses, allongés dans l'axe de la cellule; quelques-uns peuvent cependant, dans la zone infranucléaire, être couchés dans un sens perpendiculaire. De plus, dans la zone supranucléaire, alors que les chondriocotes les plus péri-

phériques affectent toujours la même orientation, les éléments les plus profonds, eux, se disposent tout autrement : ils convergent en effet vers la plage vacuolaire, se frayent un chemin entre les vacuoles et les grains de sécrétion, serpentent entre ces diverses formations tout en étant intimement accolés à elles, sans jamais toutefois se résoudre en grains, chaînettes de grains ou vésicules. Il y a donc au niveau de la plage vacuolaire une *intrication très nette des éléments vacuolaires et des éléments chondriosomiques* (Pl. IV, fig. 4); il n'y a jamais néanmoins de transformation directe de ces derniers en vacuoles ou en grains, les rapports qui existent entre les deux catégories de formations étant uniquement des rapports de contiguïté et non des rapports de continuité. Lorsque les cellules commencent à s'altérer on observe bien une transformation des chondriocontes en chaînettes ou en grains puis en vésicules; mais, ainsi que nous l'avons fait remarquer antérieurement avec **J. Painlevé** sur *Rana* (1925 c) toutes ces figures sont artificielles et, même au stade vésicules, il existe une différence bien tranchée entre ces dernières et les éléments vacuolaires, ne serait-ce que dans leur réaction vis-à-vis du rouge neutre qui laisse incolores les vésicules chondriosomiques.

II. — *Techniques mitochondriales et microchimiques.*

Les techniques mitochondriales utilisées avec le plus grand soin en écartant délibérément toute préparation montrant une fragmentation du chondriome mettent en évidence des chondriocontes lisses tels que ceux que nous avons observés sur le vivant. Dans de telles préparations on peut retrouver l'orientation caractéristique du chondriome basal et périphérique et celle très particulière du chondriome profond supranucléaire. Ce dernier converge manifestement vers une plage analogue à celle vue sur le vif, qui se trouve délimitée par un cercle de grains de sécrétion volumineux; cette plage est d'un diamètre assez restreint, elle occupe une aire cytoplasmique sensiblement centrale. Le noyau se trouvant le plus souvent très près de la basale, il reste entre cette plage et le pôle nucléaire un espace où, comme sur le vivant, sont localisés les plus gros grains de sécrétion. Cette plage est le plus souvent alvéolaire, mais elle est quelquefois canaliculaire, donnant ainsi une image

typique de *trophospungium* qui n'est évidemment qu'une altération du vacuome; lorsque l'altération n'est pas trop considérable il est aisé d'observer des alvéoles correspondant exactement aux éléments du vacuome et de minuscules corps sidérophiles envacuolés

qui ne sont autres que les jeunes grains de sécrétion. Lorsque les vacuoles ont conflué en canalicules l'aspect fourni est assez analogue à celui de l'épididyme des Mammifères, en beaucoup moins volumineux évidemment; il n'est pas rare de rencontrer au sein des canalicules une substance sidérophile plus ou moins granuleuse et de voir à l'extrémité des canalicules de vrais grains de sécrétion, comme se détachant du boyau clair (fig. XXVI, B). Les chondriocotes pénètrent dans cette zone mais étant donnée la fragilité de cette région il est rare d'obtenir des images parfaites, même avec les meilleures techniques; il est même impossible, étant donnée l'épaisseur obligatoirement minime des sections, de se rendre exactement compte de la morphologie et de la disposition du chondriome

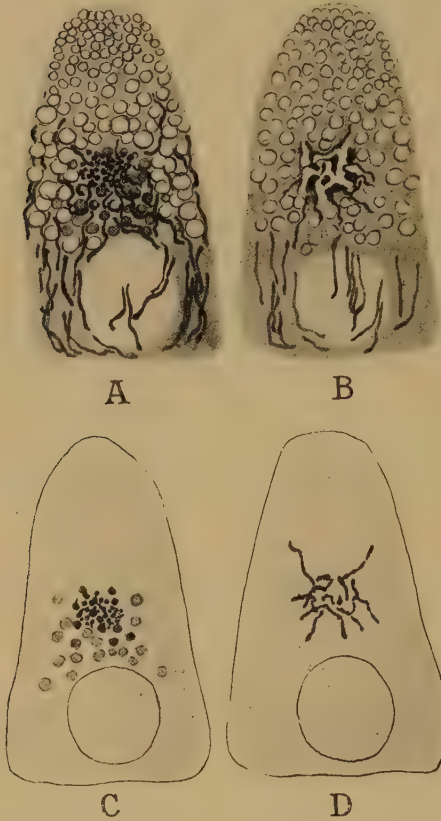


FIG. XXVI. — Cellule pancréatique de *Scyllium catulus*. Demi-schématique.

- A Examen vital; double coloration Rouge Neutre-Vert Janus; à comparer avec la figure 4 de la pl. IV.
- B Technique de Dietrich modifiée; boyau trophosphongial clair (vacuome altéré) avec quelques chondriocotes et les lipoides diffus accumulés à son contact.
- C Imprégnation métallique; vacuome seul, imprégné; quelques jeunes grains de sécrétion ont été également colorés.
- D Imprégnation métallique; le chondriome de la zone de Golgi, seul, a été imprégné.

à ce niveau : on peut y décrire toutes les fragmentations ou alvéolisations possibles. Un fait est évident : la présence de chon-

driome intimement mêlé aux premières ébauches des grains de sécrétion.

Les techniques lipoidiques mettent de même en évidence un appareil canaliculaire clair au milieu d'une zone limitée par des grains de sécrétion en majorité volumineux. Au voisinage immédiat des canalicules est accumulée une quantité notable de lipoides diffus, avec maximum au contact même des canalicules. Au milieu de ces lipoides, et donnant aussi une réaction positive avec les techniques lipoidiques, on observe des chondriosomes plus ou moins altérés — on peut dire le plus souvent altérés, — ceignant, contournant ou bordant les canalicules (fig. XXVI, B). La technique de démasquage de Ciaccio rend plus évidente cette accumulation lipoidique au voisinage des canalicules qui, là aussi, sont parfaitement apparents, gardés en clair au sein de la plage lipoidique foncée; toutes les altérations possibles sont visibles au niveau de cette plage : grains, boules, vésicules, cordons, lames ou lamelles résultant de l'action brutale de la technique sur ces lipoides et aussi sur les éléments du chondriome.

.III. — *Techniques d'imprégnation métallique.*

Ces techniques ont, quelles que soient les différences qui les séparent, un point commun : elles mettent en évidence de façon sensiblement élective une zone correspondant à la zone vacuolaire, à la zonetrophospongiale.... Mais les aspects sont très variés. On peut parfois obtenir une image absolument superposable à celle que l'on peut voir *in vivo*, à savoir (fig. XXVI, C) un appareil constitué de « dictyosomes » isolés; ces dictyosomes sont de deux sortes, les uns imprégnés en entier, les autres présentant un croissant imprégné plus fortement que la substance centrale et correspondant respectivement, les premiers aux vacuoles plasmocrines, les seconds aux vacuoles rhagiocrines, avec tous les intermédiaires entre ces deux formes. De plus, il n'est pas rare d'obtenir en même temps en dehors de la zone de Golgi une légère imprégnation des grains de sécrétion (fig. XXVI, C) situés entre cette zone et le pôle apical du noyau; l'on se souvient qu'il s'agit là de grains de sécrétion en train de perdre progressivement la couche d'eau les enveloppant, et partant, la colorabilité de leur périphérie par le rouge neutre. On doit noter

que de telles préparations, se rapprochant au maximum de l'aspect vital, présentent fréquemment une imprégnation délicate et remarquablement fidèle du chondriome; l'on voit en effet, non seulement

le chondriome basal et périphérique, mais encore le chondriome profond de la zone de Golgi, ce dernier serpentant entre les dictyosomes.

Un autre aspect est celui de la figure XXVI, D; on voit un reticulum plus ou moins continu, grêle, affectant une disposition stellaire. Les branches divergentes libres se frayent un chemin entre les grains de sécrétion et débordent souvent ainsi les limites de la zone vacuolaire. Or, un examen attentif et une confrontation serrée avec les images vitales ont tôt fait de démontrer qu'il s'agit, en l'espèce, du chondriome de la zone de Golgi, exclusivement et électivement imprégné. Il arrive souvent dans ce cas que l'on puisse observer, entre les filaments de l'appareil ainsi formé, les canalicules trophospongiaux; ceux-ci sont parfois soulignés par l'imprégnation argentine qui révèle de la sorte l'accumulation lipoi-

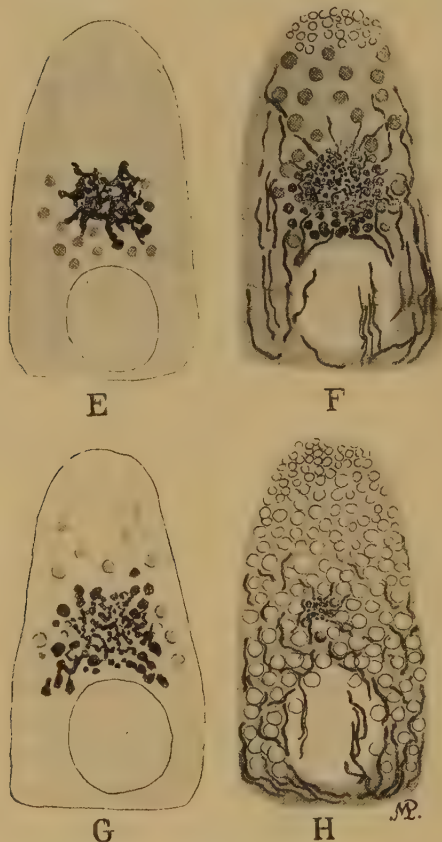


FIG. XXVII. — Cellule pancréatique de *Scylium catulus*. Demi-schématique (suite).

E Imprégnation métallique; image massive et complexe; quelques grains de sécrétion jeunes sont légèrement imprégnés.

F Cellule d'un pancréas pilocarpinisé; 7 à 8 heures après l'expérience; double coloration vitale Rouge Neutre-Vert Janus; zone vacuolaire plus importante (comparer avec fig. XXVI, A).

G. Imprégnation du même pancréas; le vacuome, seul, est mis en évidence, avec quelques grains de sécrétion (comparer avec fig. XXVI, C).

H Cellule pancréatique d'un animal jeuneur, double coloration vitale Rouge Neutre-Vert Janus; zone vacuolaire considérablement diminuée (comparer avec A et F).

dique de cette zone. Dans quelques cas, le chondriome n'est au

contraire pas imprégné et c'est cette accumulation lipoïdique qui l'est électivement en donnant une image voisine de celle que **Nassonov** a décrite dans l'épididyme des Mammifères (cf. p. 200 et fig. XXVIII). Enfin, on peut obtenir une image massive et complexe (fig. XXVII, E) résultat du démasquage lipoïdique violent, tant au niveau des lipoïdes proprement dits qu'au niveau du chondriome de la zone de Golgi, et résultat aussi de l'imprégnation concomitante du vacuome. A cet appareil peuvent se joindre, plus légèrement imprégnés, les grains de sécrétion déjà volumineux de la zone supranucléaire (fig. XXVII, E).

IV. — *Action de la sécrétine; action du vague.*

Nous avons utilisé de la sécrétine de Porc dans nos premières expériences, mais n'ayant obtenu qu'un flux sécrétoire assez minime, nous avons ensuite extrait du duodenum de la Roussette, par le procédé classique à l'acide chlorhydrique, de la sécrétine qui s'est montrée tant soit peu plus active; il n'en est pas moins vrai que le flux de suc pancréatique est très lent et, si l'expérience dure peu de temps, peu abondant. Ceci est compréhensible si l'on juge, par quelques observations de contenus digestifs de Sélaciens, de la lenteur relative de la digestion chez ces animaux.

Dans tous les cas, au point de vue cytologique, nous n'avons pu ni sur le vivant ni sur pièces imprégnées observer de modifications sensibles des constituants cellulaires. Tout au plus, peut-on au point de vue topographique noter que, dans l'ensemble, les cellules ayant atteint leur mise en charge maxima paraissent avoir diminué de nombre et que sont plus abondantes après action de la sécrétine les cellules en voie de mise en charge.

Après excitation du vague, il est à peu près impossible de noter aucun phénomène cytologique digne d'intérêt.

V. — *Action de la pilocarpine.*

Les modifications sont ici fort importantes. A l'examen vital, il est aisé de constater dès l'abord que la cellule pancréatique ayant fonctionné a perdu la plupart de ses grains et qu'il en reste seulement quelques-uns, sept à huit heures après le début de l'expérience, au

pôle apical de la cellule (fig. XXVII, F). Par contre, la zone vacuolaire a singulièrement augmenté de volume; elle s'est accrue surtout vers le bas et sur les flancs. Le nombre des vacuoles tant plasmocrines que rhagiocrines a considérablement augmenté. Le chondriome, lui, ne présente aucune modification sensible, si ce n'est une répartition topographique différente de la normale dans la zone supranucléaire et résultant de l'extension de la zone vacuolaire.

Les techniques d'imprégnation mettent en évidence (fig. XXVII), un appareil dont l'aspect morphologique peut varier avec les techniques, mais dont la caractéristique principale et commune à tous les genres d'imprégnation est le volume double ou triple de la normale. Une bonne image est celle de la figure XXVII, G qui reproduit presque fidèlement l'aspect observé sur le vivant; on retrouve les vacuoles plasmocrines généralement imprégnées *in toto*, quelquefois anastomosées en cordons courts, les vacuoles rhagiocrines présentant l'aspect de dictyosomes et, en dehors de la zone de Golgi, des grains de sécrétion souvent teintés par l'argent. Nous n'avons jamais observé sur cet objet de figures analogues à celles de **Nassonov** (1924, fig. 25, 29); les images obtenues se rapprochent beaucoup de celles de **Cajal** (fig. 34, 1915) sur le Lapin avec cette différence qu'ici, malgré son extension, l'appareil est beaucoup plus localisé.

CELLULE PANCRÉATIQUE DE GRANDE ROUSSETTE A L'ÉTAT DE JEÛNE.

Nous avons examiné un animal qui avait jeûné depuis dix-huit jours; toutes les cellules ne présentaient pas l'aspect que nous allons décrire, il en existait encore en pleine mise en charge, mais plus nombreuses étaient les cellules montrant une accumulation intense de grains de sécrétion. D'ailleurs, cet aspect n'est pas rare non plus chez des animaux parfaitement normaux, soumis à un régime alimentaire normal.

A l'examen vital (fig. XXVII, H) on reconnaît facilement de telles cellules à leur charge excessive de grains de sécrétion; ils s'accumulent presque jusqu'à la base de la cellule, refoulant souvent certains éléments du chondriome qui se couchent parallèlement à la basale. Mais le phénomène intéressant est le rétrécissement de

la plage à vacuoles et la diminution considérable du nombre de ses éléments rhagiocrines; elle est presque exclusivement occupée par des vacuoles colorables *in toto* par le rouge neutre, par des vacuoles plasmocrines, en un mot. Les imprégnations métalliques décèlent un appareil réduit de taille qui semble comme écrasé par les grains qui l'entourent. Ni l'examen vital, ni l'examen par les techniques cytologiques ne montrent de changement du chondriome.

En résumé, l'étude de la cellule pancréatique de la grande Roussette nous apprend que cette cellule ne renferme que deux constituants nettement individualisés, *le chondriome et le vacuome*. Celui-ci donne naissance aux grains de sécrétion; au niveau de la zone vacuolaire et au contact des vacuoles sont condensés des lipoides; parmi ces lipoides sont répartis des éléments du chondriome. L'aire dans laquelle sont accumulées les vacuoles est une plage sensiblement sphérique à partir de laquelle divergent dans le protoplasme, tout particulièrement dans la zone supranucléaire, les produits de sécrétion. Dans la plage en question, *les techniques de mise en évidence de l'appareil de Golgi démontrent soit les éléments du vacuome, soit les éléments du chondriome, soit l'accumulation lipoidique, soit à la fois toutes ces formations*. Il y a une relation numérique inverse entre les éléments du vacuome, producteur de grains de sécrétion, et ces derniers : à l'état normal, le nombre de ses éléments est sensiblement constant; une excrétion abondante entraîne un véritable état hypertrophique; l'état de jeûne amène au contraire une réduction numérique de ses éléments.

CELLULE PANCRÉATIQUE DES AMPHIBIENS.

Bowen a fait judicieusement remarquer que l'on pouvait rencontrer chez les *Salamandridæ* deux types topographiques d'appareil de Golgi, l'un représenté par *Molge* et *Triturus*, étendu à une zone supranucléaire assez large, l'autre caractérisé chez *Cryptobranchus* par une localisation plus nettement définie et une séparation plus grande d'avec les produits de sécrétion arrivés à maturité. Nous distinguerons de même dans les trois genres que nous allons étudier, Grenouille, Triton et Axolotl deux types morphologiques assez nets : celui de la Grenouille et du Triton d'une part, caractérisé par l'exten-

sion assez considérable de son appareil, et celui de l'Axolotl dont l'appareil est plus restreint. Mais même dans ce cas il est intéressant de noter que la formation de Golgi est moins nettement définie que dans le cas du Sélacien précédemment étudié. De plus, chez la Roussette, la plage vacuolaire est immédiatement entourée de toutes parts par les produits de sécrétion issus d'elle; ces grains ne sont point mêlés à des vacuoles plasmocrines.

I. — *Observations vitales.*

Dans les trois genres que nous allons étudier, un fait est frappant, c'est une localisation du vacuome dans une zone beaucoup plus étroitement juxtanucléaire que dans le cas de la Roussette; une autre observation peut aussi aisément être faite : l'aire vacuolaire en raison de sa plus grande dispersion est beaucoup plus difficile à distinguer dès l'abord et sans coloration vitale que chez le Sélacien. Enfin, s'il est vrai que les grains de sécrétion diminuent de taille au cours de la maturation, les différences de volume qui les séparent sont infiniment moins considérables que chez la Roussette.

Dans les trois cas, la naissance des produits de sécrétion aux dépens du matériel vacuolaire est évidente; on observe en effet tous les intermédiaires entre les vacuoles relativement petites, colorées *in toto* par le rouge neutre, dans lesquelles le colorant accumulé finit d'ailleurs par se précipiter et les éléments à anneau ou à crois-sant renfermant un grain de sécrétion incolore (**Parat et Painlevé**, 1925). Autrement dit, contrairement à **Renaut** qui admettait une différence nettement tranchée entre vacuoles plasmocrines et vacuoles rhagiocrines, nous retrouvons ici les mêmes phénomènes que chez le Chironome et le Sélacien, à savoir tous les termes de transition entre ces deux types vacuolaires. Nous avons montré antérieurement avec **J. Painlevé** (1925 c) qu'on pouvait en outre distinguer une véritable gamme de teintes allant du rouge foncé (petites vacuoles) à l'orangé (vacuoles rhagiocrines), la colorabilité devenant de plus en plus difficile au fur et à mesure de la condensation du contenu vacuolaire. Enfin, lorsque l'accumulation du rouge neutre a été un peu trop intense il n'est pas rare d'observer à la surface de grains en voie de maturation des granules ou des cristaux

résultant d'une précipitation ou d'une cristallisation du rouge neutre (précipités marginaux de **von Möllendorff**). Les grains mûrs ne présentent plus ni croissants, ni anneaux, ni précipités marginaux, ils sont absolument incolores.

Dans les cellules de Grenouille ou celles de Triton la zone vacuolaire a une extension plus grande que dans les cellules d'*Axolotl*, et beaucoup plus considérable que chez la Roussette. Dans ce dernier cas, les vacuoles plasmocrines sont, on se le rappelle, presque exclusivement localisées au centre de l'aire vacuolaire (Pl. IV; fig. 4), d'où divergent, nous l'avons vu, les vacuoles plus condensées; l'*Axolotl* (Pl. IV; fig. 5) rappelle un peu, mais de façon cependant moins nette, cette disposition. La Grenouille et le Triton montrent au contraire un mélange des diverses formations, et ceci sur une aire beaucoup plus étendue que chez l'*Axolotl*; il n'est même pas rare chez le Triton de rencontrer des grains à croissant, très haut dans la cellule, au milieu de grains déjà mûrs (Pl. IV; fig. 3).

En ce qui concerne les dispositions du chondriome et sa morphologie, il est deux faits communs absolument remarquables, c'est d'une part l'existence, dans chacun des trois cas envisagés, de chondriocontes lisses, et d'autre part les rapports intimes d'une partie du chondriome avec les éléments de la zone vacuolaire. Dans l'ensemble, le chondriome est orienté parallèlement à l'axe de la cellule; on rencontre cependant des chondriocontes dans la région infranucléaire, plus ou moins couchés parallèlement à la basale, de sorte que l'on ne trouve jamais comme le décrit **Morelle** une zone de protoplasme basal libre. Dans la zone supranucléaire, le chondriome périphérique continue son chemin le long des flancs de la cellule, mais les éléments plus profonds convergent comme nous l'avons déjà vu chez *Scyllium* vers la zone vacuolaire. Là, ils se disposent comme ils le peuvent et serpentent entre les vacuoles, souvent intimement accolées à elles. Mais nous devons ici attirer l'attention sur le cas du Triton; chez cet animal, le chondriome présente une tendance toute particulière à se bifurquer et même à se ramifier. L'on observe même souvent, surtout au niveau de la zone vacuolaire, des anastomoses sans qu'il nous ait été possible de déterminer si elles étaient réellement le résultat de la fusion de deux chondriosomes ou s'il s'agissait seulement de l'accolement

intime de deux extrémités libres. Il est un fait néanmoins certain, c'est que dans la zone vacuolaire du Triton l'ensemble du chondriome affecte une disposition nettement réticulée (Pl. IV; fig. 3, cellule c'e droite) et que chaque vacuole est pour ainsi dire *encadrée*. Nous avons même eu l'occasion de faire une observation curieuse chez un animal qui avait reçu du rouge neutre en excès; le colorant était accumulé dans la zone vacuolaire normale en quantité assez considérable, mais de plus, il avait occasionné la formation de vacuoles nouvelles et purement artificielles en dehors de cette zone, sur les flancs et jusqu'à la base de la cellule. Or, chaque vacuole était encadrée par le chondriome, l'ensemble affectant la forme d'un beau reticulum en continuité avec celui de la zone vacuolaire normale. Nous avons répété cette expérience chez des Axolotls et des Grenouilles sans jamais obtenir de semblable reticulum et cependant nous avons souvent constaté une *véritable attraction des chondriocontes par les vacuoles néoformées*. Ces chondriocontes s'accolaient alors intimement à ces vacuoles en les embrassant de leurs sinuosités.

II. — *Techniques mitochondriales et microchimiques.*

Les techniques mitochondriales sont incontestablement inférieures à l'examen sur le frais car elles ne rendent que difficilement un compte exact des rapports des différents constituants cellulaires entre eux et dans l'espace. Il est peu de techniques, même parmi les plus réputées, qui conservent parfaitement la forme des chondriosomes. Il est cependant parfois des résultats heureux et ce sont eux qui ont permis à **Morelle** de reconnaître un certain nombre de faits importants, en particulier l'aspect lisse du chondriome et la rareté des formes en chaînettes ou en granules; **Morelle** lui-même s'est cependant laissé tromper par l'égrénement artificiel résultant d'altérations du chondriome ou par une fragmentation due à l'épaisseur minime des coupes et à la section oblique ou transversale des chondriosomes *au niveau de la zone de Golgi*. Il a par contre fort bien décrit la pénétration du chondriome dans cette zone, et ses figures (15 et 16, pl. 1) sont vraiment irréprochables, on n'y voit même pas l'égrénement décrit par l'auteur...

Dans les cellules pauvres en granules zymogènes les chondriocontes paraissent plus nombreux et plus longs que dans les cellules en charge;

Nassonov pense que cette image n'est pas l'expression de la réalité et que le nombre des granules masque une partie des chondriosomes. **Morelle** s'inscrit en faux contre cette assertion et affirme qu'il existe une relation numérique inverse entre les chondriosomes et les grains de sécrétion. La comparaison des techniques mitochondriales avec les techniques vitales ne nous permet pas de confirmer les vues de **Morelle**; nous sommes au contraire de l'avis de **Nassonov**.

Les techniques lipoidiques mettent en évidence le vacuome sous forme d'alvéoles ou quelquefois (mais beaucoup plus rarement que chez la Roussette) sous forme de canalicules clairs; dans ces alvéoles il existe souvent un granule qui n'est d'ailleurs pas coloré par le Soudan. Nous n'avons jamais trouvé de plages absolument homogènes comme en décrit **Morelle**. Ces alvéoles claires ou à granules correspondent sans hésitation possible aux vacuoles plasmocrines et rhagiocrines et constituent l'homologue du *trophospungium* de Holmgren; autour d'elles, ces techniques décèlent une accumulation de lipoides diffus plus condensés à leur contact immédiat. Il est à noter que quelle que soit la netteté de l'impression de « tache » que l'on ressent à considérer cette zone dans ses rapports avec le cytoplasme ambiant, on ne peut lui assigner de limite précise et encore moins de membrane. **Morelle** insiste sur le fait qu'il n'y a pas de granules en dehors de cette tache, jamais sur sa face interne et jamais sur ses faces latérales; il ne saurait en être autrement puisque à notre avis, c'est la présence des vacuoles soit plasmocrines soit rhagiocrines qui entraîne la condensation de lipoides à ce niveau et *autour d'elles*. Toute vacuole doit donc *ipso facto* être entourée d'une atmosphère lipoidique. Elle est de plus un objet d'attraction pour certains chondriosomes que l'on retrouve au sein de cette atmosphère.

Ces techniques mettent aussi en valeur l'extension de la zone vacuolaire, plus grande chez la Grenouille et le Triton que chez l'Axolotl, ainsi que la migration plus rapide chez ce dernier animal des grains de zymogène mûrs, hors de la zone où ils se sont formés.

La technique de démasquage de Ciaccio donne, en particulier chez l'Axolotl, où nos résultats pourront être comparés plus facilement dans la suite avec certains résultats de **Morelle**, des images

variant avec la durée du démasquage même. Les temps les plus courts accentuent simplement le caractère de « tache » au sein du cytoplasme; plus prolongés, ils entraînent une véritable séparation de cette tache du reste du cytoplasme, grâce à l'apparition de sortes de membranes périphériques qui ne sont autres que des lipoïdes altérés, au contact immédiat des vacuoles rhagiocrines les plus périphériques. Puis, si l'on poursuit l'opération, on voit ces membranes se transformer en cordons courts, en mottes, en granules; enfin ces diverses formations peuvent se fusionner en donnant des travées plus épaisses. Les vacuoles rhagiocrines et plasmocrines sont bien visibles au début du démasquage; les vacuoles plasmocrines apparaissent toujours comme des alvéoles claires ou des canalicules. Au stade ultime de libération des lipoïdes, elles sont seulement plus difficiles à distinguer au milieu des formations épaisses qui occupent cette aire cytoplasmique. Les chondriosomes sont également visibles au début du démasquage, mais à la fin de l'opération ils participent comme tous les lipoïdes de cette zone à la formation des images artificielles que nous venons de décrire.

III. — *Techniques d'imprégnation métallique.*

Les techniques d'imprégnation donnent chez les Amphibiens des résultats très comparables à ceux que nous avons obtenus chez la Roussette. L'appareil de Golgi n'est cependant jamais aussi nettement condensé que chez cette dernière. Il est toujours en quelque sorte plus diffus dans la zone supranucléaire et occupe une aire beaucoup plus étendue. Cependant, on observe de même, dans les préparations les meilleures et les mieux fixées, des dictyosomes isolés au milieu de corps de Golgi imprégnés *in toto*; les dictyosomes ceignent des grains de sécrétion en voie de maturation qui se teintent en gris plus ou moins foncé. Les corps imprégnés *in toto* correspondent sans doute possible aux vacuoles plasmocrines, et les dictyosomes aux croissants ou aux anneaux des vacuoles rhagiocrines. Il peut arriver que ces différentes formations se fusionnent en partie pour constituer une sorte de réseau. Nous avons antérieurement, avec J. Painlevé, fait remarquer que certaines figures de Nassonov semblaient répondre à un tel genre d'imprégnation (fig. 32; 1924,

p. ex.). Il semble qu'il en soit de même de certains résultats de **Morelle** (fig. 34; pl. 2, par ex.).

Chez l'*Axolotl*, les grains à dictyosomes ne dépassent jamais la limite supérieure de la zone de Golgi et c'est au-dessus de celle-ci que s'accumulent les grains de sécrétion mûrs; on ne trouve jamais, égaré parmi eux, de grain à dictyosome. Il n'en est pas de même chez la Grenouille et le Triton où l'on rencontre de tels grains jusque dans la partie apicale des cellules.

Mais il existe d'autres genres d'imprégnations, en particulier celui qui consiste en un réseau de filaments grêles répartis entre les vacuoles; **Pensa** (1919) a figuré un réseau de ce genre chez le Triton et il a fait judicieusement remarquer qu'un tel réseau se trouvait fréquemment intriqué avec le chondriome (sa fig. 6; pl. 8). **Bowen** (1926 b), chez *Molge* et *Triturus*, en a également figuré un semblable (fig. 102 et 103, pl. 9). Nous avons pu remarquer que ce genre de réseau était très fréquent chez *Triton*. Or, une comparaison de la fine morphologie de ce réseau avec les résultats des examens vitaux nous amène à conclure qu'il s'agit là purement et simplement du chondriome de la zone de Golgi, électivement imprégné. Cette électivité peut d'ailleurs ne pas être parfaite; on peut trouver des éléments du chondriome cellulaire imprégnés dans les autres régions, comme c'est le cas par exemple pour la majorité des figures de **Pensa**. Aussi comprend-on que cet auteur parle d'une « compénétration impressionnante » des deux formations (fig. 6; après action de la pilocarpine). Il est probable que nombre des filaments figurés par **Morelle** chez l'*Axolotl* correspondent aussi à du chondriome.

On peut enfin observer des travées épaisses ou encore des lames, lamelles ou membranes minces telles que celles décrites par **Morelle**. Nous avons pu reproduire avec succès les expériences de cet auteur relatives à l'action de l'acide osmique. Nous en avons surtout comparé les résultats avec ceux que l'on peut obtenir à l'aide de la technique de démasquage de Ciaccio. Une telle comparaison est éclatante : les techniques d'imprégnation osmique provoquent à la longue dans le cytoplasme, non une coagulation comme le pense **Morelle**, mais une véritable digestion des substances protéiques amenant une libération (**Ciaccio**) des lipoïdes au sein d'une zone qui est particulièrement riche en ces substances. Cette libération

donne naissance à un certain nombre de formations artificielles dont la morphologie peut varier avec le temps d'imprégnation. Lorsque l'on a affaire à des travées épaisses il est cependant nécessaire d'établir une distinction, car dans certains cas, avec les techniques argentiques, il est possible d'obtenir de telles travées correspondant trait pour trait au *trophospungium* de Holmgren; or, nous avons vu antérieurement que les canalicules de Holmgren résultaient le plus souvent de l'anastomose artificielle de vacuoles plasmocrines. On ne peut nier d'autre part que ces mêmes techniques argentiques ne soient en certains cas responsables elles aussi de certains démasquages lipoïdiques (**Ciaccio**). La distinction entre travées provenant de l'imprégnation de vacuoles fusionnées et de travées produites par une lipophanérose artificielle est donc assez difficile à établir; elle n'a d'ailleurs qu'une importance toute théorique.

Nous avons pu, en outre, sur la Grenouille, obtenir un appareil sensiblement hypertrophié après action de la pilocarpine et correspondant en tous points au vacuome que nous avons décrit antérieurement à l'aide des colorations vitales et après pilocarpinisation.

IV. — LA CELLULE ÉPIDIDYMAIRE DES MAMMIFÈRES.

Depuis le beau travail de **Fuchs** (1902) sur lequel nous ne reviendrons pas, d'excellentes analyses en ayant été faites par **Nassonov** et **Benoît**, d'importantes contributions ont été apportées par **Nassonov** (1924 et 1926), **Benoît** (1925), **Ludford** (1925) et **Bowen** (1926) à l'étude de cet objet.

Nassonov (1924) fait d'abord remarquer que l'intensité de l'activité sécrétoire atteint son maximum dans les segments initiaux de la tête de l'épididyme et va en diminuant progressivement dans la direction de la queue. Dans ces segments à sécrétion peu intense, les cellules petites et basses possèdent un appareil constitué par des travées massives, noduleuses par places, anastomosées entre elles et constituant des mailles. Tout au moins est-ce là le type d'imprégnation que l'on rencontre le plus fréquemment à la périphérie des pièces, là où le fixateur a agi le plus rapidement. Il est quelquefois possible de deviner, au sein de la substance imprégnée, des séries

de petites vacuoles, mais le plus souvent les travées paraissent homogènes et opaques. Dans les régions des pièces plus profondément situées, cet appareil apparaît pour ainsi dire en négatif, l'osmium s'étant réduit uniquement à la surface des mailles du réseau, dessinant ainsi ses contours extérieurs. L'intérieur de l'appareil est occupé par des gouttelettes incolores rangées en série qui constituent les premiers stades de l'élaboration cellulaire. Dans ces régions, le chondriome serait constitué de bâtonnets courts, épais, légèrement incurvés, ayant tendance à se résoudre en grains. Ces éléments sont nombreux et répartis dans toute la cellule à l'exception de la région de l'appareil. Cette exception est rigoureuse, **Nassonov** insiste sur le fait et ajoute même : « *Somit haben wir in Gestalt der Epididymiszellen ein Beispiel für das völlige Fehlen des Chondrioms in der von Binnennetze eingenommenen Zone.* » **Nassonov** pense donc qu'il est difficile dans ces conditions d'admettre la participation du chondriome à l'élaboration, bien qu'il soit possible, dit-il, que son rôle soit de fournir au réseau le matériel nécessaire à l'élaboration. De plus, **Nassonov** ne retrouve pas la sécrétion granuleuse décrite par **Fuchs** et qui existerait en même temps que la sécrétion liquide.

Dans les régions de l'épididyme où la sécrétion atteint son maximum, la forme et la structure de l'appareil se modifient sensiblement : il a une apparence piriforme avec un centre osmiophile légèrement filamenteux et une partie périphérique constituée par des gouttes de sécrétion rangées en séries et séparées elles-mêmes du cytoplasme par une membrane osmiophile ouverte en haut, dans la direction de la lumière du canal, pour laisser s'évacuer le produit de sécrétion. En somme, seule cette partie périphérique correspondrait, d'après **Nassonov**, aux travées de l'appareil de Golgi typique, le noyau central n'étant pas autre chose que le cytoplasme interréticulaire. Ici encore, **Nassonov** nie l'existence du chondriome dans la région de l'appareil.

Dans tous les cas, **Nassonov** est assez disposé à reconnaître la correspondance de l'appareil et du *trophospungium* de Holmgren.

Plus récemment (1926) **Nassonov** est revenu sur l'étude de la fonction de l'appareil de Golgi dans la cellule épididymaire; il admet que l'appareil prend part à l'élaboration de deux sécrétions, l'une vers l'extérieur de la cellule qui est essentiellement vésiculaire,

l'autre qui a lieu dans un sens opposé et qui est granulaire. Cette dernière est, en réalité, une véritable résorption et **Nassonov** croit trouver une preuve de cette résorption dans l'emmagasinement du bleu trypan, adoptant ainsi entièrement le point de vue de **von Möllendorff** auquel **von Lanz** n'a cependant pas ménagé les critiques.

Ludford confirme les premiers résultats de **Nassonov** et fait une étude détaillée de la sécrétion granuleuse de **Fuchs** que **Nassonov** n'avait pu retrouver en 1924; l'auteur fait intervenir dans le processus d'élaboration de ces grains des extrusions nucléolaires qui, sous l'influence de l'appareil de Golgi, se transformeraient en produits d'élaboration définitifs.

Benoît, dans un important travail, reprend avec beaucoup de soin l'étude comparée de la cellule épидидymaire chez les Mammifères. Au niveau du segment initial de l'épididyme, l'auteur trouve comme **Nassonov** un appareil constitué par un noyau central et une partie périphérique lacunaire; le noyau central est imprégné en brun noir et, dans la zone périphérique, l'argent a été réduit au niveau des parois des vacuoles ou lacunes de cette zone. Ces vacuoles sont vides de tout précipité. Avec les techniques mitochondriales on obtient un appareil trophospongial de Holmgren identique de par sa structure à l'appareil de Golgi; même noyau central, même partie périphérique lacunaire ou vacuolaire. **Benoît** signale un fait intéressant, c'est la présence, à l'intérieur des lacunes ou vacuoles, d'un coagulum lamelleux rappelant les images pseudo-mitochondriales que **Guilliermond** a décrites dans les cellules végétales; aussi homologue-t-il les lacunes ou vacuoles au vacuome de la cellule végétale. Mais il discute avec beaucoup de soin notre conception du vacuome = appareil de Golgi; ces vacuoles, dit-il, colorées sur le vivant par le rouge neutre apparaissent en clair après l'emploi de la technique de Cajal, leurs bords étant seuls révélés par l'argent. Il est alors enclin à penser qu'il existe au niveau de l'appareil de Golgi-Holmgren une substance spéciale, le plus souvent non liquide, douée de propriétés particulières vis-à-vis de l'osmium et de l'argent, et non colorable par le rouge neutre; dans cette hypothèse, l'appareil serait ainsi formé par une substance spéciale, généralement non liquide et par des vacuoles liquides; ces dernières seules appar-

tiendraient au vacuome. Mais encore, ajoute l'auteur, le vacuome doit-il comprendre les vacuoles de sécrétion sus-jacentes à la zone de l'appareil, le vacuome contenu dans ce dernier n'étant qu'une partie du vacuome total de la cellule.

Dans le corps de l'épididyme, **Benoît** trouve comme **Nassonov** un appareil formé d'un réseau de travées noires, à contours irréguliers. La substance intertrabéculaire n'est pas imprégnée, c'est du protoplasme ordinaire qui contient — et ceci est en contradiction avec **Nassonov** — des chondriosomes typiques; en outre, avec les techniques mitochondriales, le trophosponge de Holmgren se présenterait sous « l'aspect d'un réseau de travées anastomosées, claires, parfois creusées de petites vacuoles ou de minces canalicules ».

Bowen contredit tous ses prédécesseurs; les formes tubulaires ou en cordons de l'appareil n'existent pas; l'appareil est constitué de pièces lamelleuses ou foliacées. C'est une substance « which is arranged in endlessly varied ways, the development of plateworks being apparently associated with the exposure of a large surface of Golgi substance to the surrounding cytoplasm ». Pour cet auteur, les aspects de sécrétion fluide, de vésicules au sein de l'appareil ne sont que des artefacts en rapport peut-être avec le développement inusité de ce dernier. Dans tous les cas, « the spaces in my preparations have the appearance of shrinkage products, and in this direction I would be inclined at present to interpret them ».

I. — *Observations vitales personnelles sur le Cobaye.*

Nous avons examiné les cellules épидидymaires de Cobaye à différents niveaux; nous décrirons un type moyen parce qu'en réalité le stade d'activité intense ne diffère pas énormément du stade plus ou moins quiescent du corps de l'épididyme. Dans les deux cas l'on trouve en effet dans la zone supranucléaire un groupement de vacuoles dans lequel on peut distinguer assez nettement un ordonnancement en files sériées ayant tendance à regarder vers l'apex de la cellule; cet aspect est surtout marqué dans la région d'activité maxima (tête de l'épididyme). L'amas vacuolaire à ce niveau est plus volumineux, plus régulièrement allongé et, chose curieuse, ses éléments paraissent moins réfringents qu'au niveau du corps. De

toutes façons les vacuoles sont, au début de la coloration post-vitale au rouge neutre, colorées de façon assez homogène; ce n'est que peu à peu qu'apparaissent de nombreux précipités. L'on observe parfois que deux vacuoles contiguës ont tendance à se fusionner, surtout au stade de moins grande activité. On n'observe jamais de vacuole colorée au rouge neutre dans le cytoplasme au delà de la zone de Golgi. Le vert Janus nous apporte des renseignements intéressants; on ne peut qu'être frappé en effet de la beauté des éléments chondriosomiques qui apparaissent toujours sous forme de chondriocontes plus ou moins longs, très rarement égrénés en chondriomites ou en mitochondries, qui sont répartis dans toute la cellule sans exception, la zone de Golgi n'en étant pas exempte, bien au contraire. Entre les vacuoles, en effet, serpentent des chondriocontes, extraordinairement souples, qui sont orientés dans toutes les directions; dans la zone quiescente, cependant, alors que les chondriosomes du reste du cytoplasme ont plutôt une tendance à s'aligner selon le grand axe de la cellule, on remarque que ceux de la zone de Golgi sont plutôt orientés obliquement ou même transversalement, toutes choses égales d'ailleurs, eu égard à leurs riches ondulations. Dans la zone d'activité maxima, au contraire, il est manifeste que de nombreux chondriocontes « font la haie » entre les vacuoles; ces chondriocontes, étant donnée l'orientation quasi verticale des files de vacuoles, ont eux aussi tendance à être disposés verticalement; ils ne présentent que peu d'ondulations. Il faut d'ailleurs remarquer que certains de leurs congénères n'en serpentent pas moins dans toutes les directions autour des éléments vacuolaires.

Signalons enfin la présence dans de nombreuses cellules, en dehors de la zone de Golgi, mais souvent dans son voisinage, de granulations réfringentes qui ne prennent ni le rouge neutre ni le vert Janus, mais se colorent par le bleu d'indophénol naissant; ces grains paraissent coïncider avec certaine sécrétion granulaire des auteurs.

II. — *Techniques mitochondriales et microchimiques.*

Nous avons pu, à l'aide de notre technique (Dietrich modifié) suivie de la coloration de Volkonsky retrouver aisément ce que nous avons observé sur le vivant. Une chose est dès l'abord absolu-

ment remarquable : la zone de Golgi n'est pas du tout exempte de chondriome comme l'affirme **Nassonov** ; il est évident que la présence des lacunes ou vacuoles imprime un caractère topographique tout particulier à cette zone et que le chondriome paraît au premier abord moins dense qu'à l'apex de la cellule ou à sa base, les chondriocontes étant obligés de contourner les éléments vacuolaires, de se frayer pour ainsi dire un chemin entre eux. Aussi sont-ils très souvent coupés obliquement ou transversalement, ce qui offre à l'observateur un aspect trompeur de raréfaction ou de fragmentation mitochondriale. De plus, contrairement à **Nassonov**, nous avons pu constater comme sur le vivant que ce chondriome était le plus souvent représenté par des chondriocontes assez allongés, et n'ayant aucune tendance à prendre un aspect granuleux ou à se résoudre en grains. Il résulte donc de la confrontation des techniques vitales et mitochondriales que **Nassonov** a considéré comme normales des formes altérées ; nos résultats ne sont pas nouveaux d'ailleurs, ils apportent une confirmation pure et simple aux résultats de **Benoît** sur la cellule du corps de l'épididyme (pl. IV, fig. 62 de cet auteur) et nous devons faire remarquer que l'on trouve aussi une assez bonne figure dans le traité classique de **Szymonowicz** (1924) empruntée à une préparation de **Weigl**, laquelle contredit également celles de **Nassonov** (pl. II, fig. 7, 8 et 11) et ses affirmations catégoriques. En ce qui concerne les cellules de la tête de l'épididyme, les descriptions de **Benoît** sont moins claires et ses figures (fig. 52 et 53) se rapprochent de celles de **Nassonov** : le corps central, le « noyau » de l'appareil trophospongial paraît libre de tout élément mitochondrial. Nous ne pouvons accepter ce résultat ; certes, cette région est infiniment difficile à fixer et l'on obtient souvent des images analogues à celles de **Nassonov** et de **Benoît**, mais lorsque l'on a vu sur le vivant et que l'on veut persévérer dans l'obtention de préparations mitochondriales parfaites on ne peut qu'être récompensé par la confrontation des deux techniques : le corps central est occupé par du chondriome qui serpente entre les éléments vacuolaires mais qui se présente également sous la forme de chondriocontes allongés, faisant comme sur le vivant la haie de part et d'autre des vacuoles. Il arrive évidemment fréquemment que par suite de fixations défectueuses, ce chondriome se résolve en mitochondries ou que même il disparaisse ;

il laisse cependant dans ce cas, comme trace de son existence dans cette zone, une chromophilie spéciale, sorte de teinte diffuse avec l'aurantia ou avec la fuchsine dont il n'est d'ailleurs, on le verra, qu'en partie responsable. Ajoutons que nous avons pu retrouver les formations pseudomitochondriales de **Benoît**, au milieu des canalicules ou vacuoles, et que nous sommes entièrement d'accord avec lui sur leur interprétation.

Les techniques de détection des lipoides nous ont permis de mettre en évidence dans les cellules des différentes zones, des grains qui pourraient fort bien être les soi-disant grains de sécrétion des auteurs; ils nous ont paru présenter une résistance toute particulière aux dissolvants des graisses et se rapprocher de certains oxyli-poides de **Ciaccio**, mais nous nous réservons de reprendre la question ultérieurement. En tous cas nous avons pu trouver « en clair », en négatif, notre vacuome, sous forme de *trophospongium* ou de lacunome et ce, dans toutes les zones de l'organe, aussi bien dans la tête que dans le corps : la formation est naturellement plus importante et plus vacuolaire dans ce dernier cas; il n'importe, car il est toujours aisé de distinguer les éléments vacuolaires confluent. Aussi ne sommes-nous point d'accord sur ce point avec **Benoît** qui, nous l'avons vu, voit dans le corps de l'épididyme un trophosponge constitué d'un réseau de travées, anastomosées, claires parfois, creusées de petites vacuoles ou de minces canalicules; nous comprenons d'ailleurs fort bien l'idée de **Benoît** qui tend à admettre que la vacuole est quelque chose de secondaire et ne survient que dans une substance préalablement trabéculaire, mais nous n'avons justement pas pu retrouver cette substance trabéculaire. Nous avons par contre décelé au contact des vacuoles une accumulation lipoidique fort nette qui se traduit par une zone diffuse de plus en plus colorée par le Soudan ou l'hématoxyline au fur et à mesure que l'on se rapproche de la paroi vacuolaire, étant bien entendu que nous ne nommons pas ainsi une membrane individualisée. Dans cette zone d'accumulation lipoidique, l'on n'a aucune peine à retrouver le chondriome précédemment décrit.

La technique de démasquage de Ciaccio fournit des résultats fort intéressants : elle confirme tout d'abord ce que nous venons de décrire avec les techniques lipoidiques ordinaires : le vacuome appa-

raît en clair au milieu des cellules. Autour de lui se collectent les lipoïdes, tantôt sous forme d'une zone diffuse, avec maximum de condensation au contact des vacuoles, zone dans laquelle il est possible de retrouver des chondriocentes; tantôt ces lipoïdes apparaissent sous forme de grains, de cordons, de lames et de lamelles accolés à ces vacuoles au milieu desquelles il est désormais impossible de retrouver quelque chose ayant figure de chondriome; à noter que la base de la cellule, fort riche en chondriome, se montre à ce stade de démasquage sous forme d'un véritable bloc lipoïdique, plus coloré encore que la zone entourant le vacuome.

III. — *Techniques d'imprégnation métallique.*

Nous envisagerons séparément et successivement les techniques argentiques et les techniques osmiques.

1. *Techniques argentiques.* — Dans le corps de l'épididyme (activité minima) ces techniques donnent des résultats sensiblement constants : imprégnation *in toto* du trophosponge, du vacuome; cette imprégnation a été parfaitement figurée par **Benoît** (fig. 63 et 64). Dans la tête de l'épididyme, deux genres d'imprégnation, avec très rarement des images intermédiaires : l'imprégnation faible montrant seulement le protoplasme péri-vacuolaire imprégné (fig. 57 et 58 de **Benoît**) et l'imprégnation forte, intense, brutale, mettant en évidence un bloc compact, opaque, homogène. Dans ce dernier cas, une régression au permanganate et à l'acide oxalique, un blanchiment, nous apprend que les vacuoles ont été imprégnées en même temps que la zone cytoplasmique à leur contact. Ce genre de résultat paraît avoir passé inaperçu de **Benoît**.

2. *Techniques osmiques.* — Ce sont, dans cet objet, les plus intéressantes et les plus riches en enseignements. Dans le corps de l'épididyme elles fournissent des résultats concordant avec ceux de **Nassonov**; l'imprégnation forte met en évidence des travées opaques, épaisses, correspondant aux séries vacuolaires. L'imprégnation plus faible souligne les vacuoles sans les imprégner. Dans la tête de l'épididyme l'imprégnation peut se comporter de façon extrêmement variée de préparation à préparation et souvent même

dans l'étendue d'une seule et unique préparation. L'aspect le plus fréquent est celui représenté par **Nassonov** : un boyau vacuolaire périphérique mais souvent replié sur lui-même, souligné extérieurement par un pointillé, fort net dans les figures de **Nassonov** (voir notre fig. XXVIII, A et E); du côté interne, ce boyau est bordé par une zone intensément noire à son contact mais dont la teinte va en



FIG. XXVIII. — Cellules épididymaires de Souris (A et E), et de Cobaye (B, C, F, G), imprégnée à l'osmium.

A en coupe sagittale et E, en coupe transversale (d'après **Nassonov**). Dans les deux cas, imprégnation des lipoides diffus périvacuolaires.

B en coupe sagittale, et F en coupe transversale. Imprégnation du chondriome périvacuolaire. C en coupe sagittale, et G en coupe transversale. Gros cordons et grumeaux bordant le vacuome déformé et non imprégné; ces gros cordons sont du chondriome altéré.

dégradant vers le « noyau » central. Cette zone intensément noire peut du reste en maints endroits être elle-même décomposée par l'observateur en une série de pointillés ou de tirets, chose que n'a point figurée l'auteur russe et que nous avons représentée (fig. XXVIII, F); l'on remarquera aussi sur notre figure que la teinte dégradée peut entièrement manquer en même temps que la zone noire est entièrement décomposable en pointillés et en tirets; certains de ces tirets peuvent être doubles et figurer le signe =. Mais

il n'est pas rare de rencontrer un appareil formé de filaments fins et allongés, plus ou moins grenus, plus ou moins onduleux, encadrant le système de vacuoles aussi bien du côté interne que du côté externe (fig. XXVIII, B). L'on peut rencontrer également un système de gros cordons non homogènes mais présentant un contenu plus clair et une double paroi; ces cordons bordent à leur tour des fissures cytoplasmiques plus ou moins dilatées par endroits; ces cordons peuvent par place se résoudre en grumeaux (fig. XXVIII, C et G). Il arrive qu'au lieu de fissures, ces cordons bordent une sorte de lamelle fenêtrée, cette lamelle fenêtrée pouvant du reste exister seule. Enfin, l'on peut avoir un ensemble de formations lamelleuses ou grumeleuses ou bien encore, mais ceci est plus rare, un énorme boyau contourné homogène et opaque. Certains de ces aspects se rencontrent dans les imprégnations de **Nassonov** (1926) et de **Bowen**.

Une confrontation serrée des différentes techniques que nous venons successivement d'utiliser nous permet de résumer comme suit nos constatations :

La cellule épидидymaire renferme un *chondriome* et un *vacuome*; dans les cellules fonctionnant au ralenti, le contenu du vacuome est assez condensé. Dans les cellules à activité intense, ce contenu devenant plus fluide, les nouvelles vacuoles formées sont elles aussi plus fluides. Il n'y a pas accumulation, au-dessus de la zone du vacuome, de produits d'élaboration, car le rouge neutre ne décèle rien à ce niveau. Nous n'avons donc pas à distinguer dans le vacuome, comme le pense **Benoît**, une partie localisée à la zone de Golgi et une zone extra-golgienne car il est probable qu'une fois formé le produit d'élaboration quitte la cellule sans tarder, ce qui lui est aisé étant donné son état peu avancé de condensation. Les imprégnations argentiques et osmiques imprègnent *in toto* le contenu vacuolaire des cellules à fonctionnement peu intense et ceci probablement, par suite de l'état assez condensé de ce matériel qui offre un substratum électif à ces imprégnations. **Benoît** pense qu'à ce stade on ne peut parler de vacuoles, puisque le trophosponge paraît formé de travées; on voit cependant, dit-il, se former à l'intérieur de ces travées quelques petites vacuoles. Nous avons spécifié que nous n'avions pas retrouvé ces travées; de plus la description de **Benoît**

laisserait supposer que les vacuoles sont secondaires à ces travées et qu'elle se forment peu à peu au sein de ces dernières. L'on devrait donc à l'examen vital trouver une série d'images, allant de la cellule à travées trophospongiales à peu près exempte de vacuoles jusqu'à la cellule riche en ces dernières? Nous avons vu qu'il n'en est rien; certes il existe une notable différence entre les cellules du corps et les cellules de la tête de l'organe, mais les cellules du corps possèdent un lot de vacuoles parfaitement défini et correspondant de par sa localisation et le volume qu'il occupe dans la cellule au boyau décrit par les auteurs. Au reste, **Benoît** est en contradiction avec **Nassonov**, lequel décrit et figure les vacuoles constituant ce boyau (fig. 21; *b* et *c*). En réalité, à ce stade, l'appareil nous est fourni par l'imprégnation totale du système vacuolaire, dans les limites de la qualité de la fixation et de l'imprégnation; lorsque ces dernières sont un peu défectueuses, on a seulement, ainsi que le reconnaît **Nassonov**, l'appareil en négatif, l'osmium ou l'argent s'étant réduits uniquement à la surface des vacuoles. Or une explication de ce fait découle tout naturellement des techniques lipoïdiques ou de démasquage : le contenu vacuolaire mal fixé n'a pu réaliser la fixation élective des agents métalliques; les lipoïdes condensés autour des vacuoles se sont alors imprégnés; il peut arriver que le chondriome qui borde de façon très intime, contrairement à ce que pense **Nassonov**, les éléments du vacuome participe à cette fixation et à cette réduction des agents métalliques.

Ce rapport de voisinage du chondriome et du vacuome va jouer un grand rôle dans la partie active de l'épididyme. En effet, dans ce cas, le contenu vacuolaire plus fluide, ainsi que nous l'avons vu sur le vivant, va être fort difficile à fixer et à imprégner; aussi est-il rare d'avoir le système vacuolaire imprégné en entier. Nous avons montré que cela est pourtant possible; il semble d'ailleurs que l'image en gros boyau que l'on obtient alors parfois ait été observée par **Bowen** (pl. 26, fig. 47). Il est beaucoup plus fréquent d'imprégner l'atmosphère lipoïdique renfermant du chondriome qui règne autour du vacuome; l'on aura alors les images de **Nassonov** (notre fig. XXVIII, A et E). Le chondriome pourra avoir à lui tout seul ce privilège et ainsi se trouvera réalisé l'aspect en filaments fins (fig. XXVIII, B); naturellement, des coupes obliques ou transversales montreront

des sections de chondriocentes sous forme de points ou de tirets (fig. XXVIII, F). Ce chondriome pourra être altéré, vésiculisé et donner lieu à des images de gros cordons ou de grumeaux (fig. XXVIII, C et G). Enfin, et ceci est la condamnation des techniques d'imprégnation, tous les artefacts possibles seront réalisés dans cette zone fragile, à la fois par la fixation et par l'imprégnation : la fixation précaire d'une sécrétion vésiculaire particulièrement fluide, prête à se répandre dans le cytoplasme ambiant *en créant par son mélange avec ce cytoplasme des figures myéliniques les plus diverses*; l'imprégnation (particulièrement l'imprégnation osmique imposant à la cellule un séjour prolongé à l'étuve) démasquant les lipoides accumulés dans cette zone sous formes de lames, de lamelles, etc., toutes choses que **Bowen** prend pour des formations authentiques. L'on comprend alors que la cellule épидидymaire soit l'une de celles où les formations les plus diverses puissent être décrites; l'on comprend qu'avec la même sincérité et la même conviction les uns décrivent des lamelles là où les autres voient des boyaux et que nous nous soyons réservé le droit de décrire à notre tour un aspect filamenteux négligé par nos prédécesseurs.

Répetons-le pour terminer : la cellule épидидymaire des Mammifères ne renferme comme éléments cytoplasmiques importants qu'un chondriome et un vacuome; la prétendue substance de Golgi réclamée par certains auteurs n'est pas autre chose que l'accumulation des lipoides cytoplasmiques au contact des vacuoles.

V. — VOIES EFFÉRENTES MALES DU LÉZARD

(*LACERTA VIRIDIS*)

Ces voies n'ont pas été étudiées avec les techniques cytologiques modernes. **Benoît**, dans son beau travail sur l'épididyme, décrit seulement les dispositions topographiques des canaux efférents et du canal épидидymaire chez le Léopard et distingue, dans les canaux efférents, des cellules à cils et des cellules à bordure en brosse; ces dernières élaborent des grains de sécrétion mais en quantité relativement peu considérable. Cette fonction est surtout dévolue (**van der Stricht**) aux cellules épидидymaires.

Nous étudierons successivement les cellules au repos des canaux efférents et les cellules en pleine activité de l'épididyme, nos Lézards ayant été sacrifiés en avril 1927 au laboratoire de Banyuls-sur-Mer.

CELLULES AU REPOS DES CANAUX EFFÉRENTS.

Nous ne nous appesantirons pas longuement sur ces cellules qui rappellent de très près les cellules des canaux efférents des Mammifères. Les colorations vitales mettent en évidence un vacuome constitué d'éléments le plus souvent isolés, peu nombreux, assez volumineux, que les imprégnations métalliques noircissent le plus souvent *in toto* et au niveau desquels il est impossible, avec les techniques lipoidiques, de déceler la moindre trace de lipoides.

CELLULES ÉPIDIDYMAIRES.

Ces cellules constituent un objet de choix pour une étude cytologique en raison de leur taille volumineuse et de la beauté des processus sécrétoires. Les examens vitaux montrent au-dessus du ou des noyaux (la plupart des cellules étant binucléées) un amas vacuolaire (fig. XLVII, C) dont la disposition est extrêmement caractéristique; les vacuoles forment en effet un groupe en corbeille, corbeille dont la concavité renferme les grains de sécrétion et est tournée du côté apical de la cellule. Le fond de la corbeille est plus riche en éléments vacuolaires, ses flancs ne sont guère constitués que par une seule série de vacuoles; si l'on en trouve quelques-unes parmi les grains de sécrétion dans la concavité de la corbeille, leur nombre est cependant assez limité. Ces vacuoles sont aisément et intensément colorables par le rouge neutre; les grains de sécrétion apparaissent comme des éléments très réfringents non colorables par le rouge neutre. Il existe cependant tous les intermédiaires entre certaines vacuoles plus volumineuses que les autres, moins colorées par le rouge neutre, généralement situées dans le fond de la corbeille mais aussi parfois sur ses flancs, et les tout jeunes grains de sécrétion; il n'est pas rare non plus d'observer l'aspect de grains rhagiocrines avec un croissant ou plus rarement un anneau autour d'un grain déjà fortement réfringent. Cependant, il semble que la substance vacuolaire responsable de ces aspects en croissants ou en anneaux subisse rapi-

dement une condensation qui la rend à son tour réfractaire au rouge neutre; on observe alors des grains réfringents au milieu d'une substance moins réfringente qu'eux-mêmes mais pourtant plus réfringente que le cytoplasme ambiant et ayant gardé son caractère morphologique de croissant ou d'anneau. Nous avons dit que les petits grains ont tendance à apparaître au milieu des vacuoles du fond de la corbeille et que quelques-uns seulement naissent sur ses flancs; dans tous les cas, ils grossissent rapidement et tendent à s'échapper de leur réceptacle primitif pour gagner l'apex de la cellule. Les colorations au vert Janus décèlent un chondriome assez riche mais dont les éléments sont plutôt grêles et relativement courts, sous forme de filaments souvent terminés en massue et répartis uniformément dans toute la cellule depuis la base jusqu'à l'apex. Ce chondriome borde intimement les éléments du vacuome, se mêle à eux en manifestant cependant une tendance à « faire la haie » le long des séries de vacuoles plutôt qu'à dissocier à proprement parler ces séries.

Les techniques mitochondriales et lipoïdiques fournissent les résultats suivants : même disposition et même aspect morphologique du chondriome (fig. XLVI, C) qui présente souvent d'ailleurs des signes manifestes d'altération : aspects granuleux, chaînettes, etc. Le vacuome apparaît en clair sous forme de boyaux très variqueux, décomposables le plus souvent en leurs éléments constitutifs. Ces boyaux ou canalicules correspondent sans doute possible aux éléments du vacuome visibles sur le vivant et plus ou moins fusionnés; comme ces derniers ils affectent dans l'ensemble une disposition *en corbeille* dans la concavité de laquelle sont accumulés les grains de sécrétion venant de naître, les grains de sécrétion moyens et quelques rares éléments de grande taille. Ces grains de sécrétion sont, dès le début de leur formation, fuchsinophiles ou safraninophiles et entourés d'une zone claire correspondant à la vacuole dans laquelle ils ont été formés; cette vacuole fait, comme nous venons de le dire, partie intégrante du boyau ou bien est intimement liée à lui, appendue qu'elle est par un canalicule plus ou moins long et plus ou moins étroit; mais bientôt cette zone claire prend le caractère d'une substance mucoïde colorable par le bleu d'aniline, le vert lumière et ceci d'autant plus intensément

que le complexe grain de sécrétion-aréole mucoïde tend vers la maturité. Cette aréole a le plus souvent l'apparence d'un croissant ou d'un anneau ceignant ou entourant complètement le grain de sécrétion proprement dit. Il s'agit donc là d'une formation analogue à celle que **Heidenhain** a décrite autour des grains de sécrétion des cellules de la glande pelvienne du Triton palmé, sous le nom de croissants ou demi-lunes, (« halbmondkörperchen »), l'ensemble formant les corps à croissant que **Grynfeltt** a étudiés ultérieurement (1921). Mais, dans cet objet, ce dernier auteur a conclu à l'intervention du chondriome dans la formation du produit de sécrétion. Certes, ici aussi, il est possible de trouver certaines formes mitochondriales pouvant passer pour des intermédiaires entre le chondriome et les grains de sécrétion, mais ces formes sont, par comparaison avec l'examen vital et avec des préparations mitochondriales impeccables, des formes d'altération du chondriome. De plus, dans l'objet qui nous occupe à l'heure actuelle, la bonne conservation du vacuome sous forme de *trophospungium* volumineux et typique et la présence en son sein du produit de sécrétion, d'autres faits sur lesquels nous aurons d'autre part à revenir contribuent à faire écarter définitivement l'hypothèse de la naissance de ce produit de sécrétion aux dépens du chondriome. Dans tous les cas, notons que le grain complet tend à perdre de plus en plus ses connexions avec le boyau trophospongial, qu'il gagne peu à peu le centre de la corbeille et de là, subit passivement la poussée qui le dirige vers l'apex de la cellule d'où il est expulsé en entier sans dissolution préalable. On le retrouve en effet presque intact peu de temps après l'expulsion, mais bientôt le capuchon mucoïde se dissout, se fusionne avec ses congénères tandis que le grain proprement dit persiste encore un certain temps. La lumière du canal est alors bourrée de ces grains « séreux » mêlés aux spermatozoïdes, le tout englué de substance mucoïde.

Les techniques lipoidiques y compris la technique de démasquage de Ciaccio démontrent donc la non existence de lipoides au sein du vacuome; elles mettent par contre en évidence une accumulation intense et diffuse de ces derniers au pourtour des éléments vacuolaires avec maximum, directement à leur contact. L'accumulation est surtout intense dans la concavité de la corbeille, c'est-à-dire à la

face interne des canaux trophospongiaux; elle est moins intense à la face externe. Un démasquage particulièrement accentué amène dans les deux cas la formation d'images artificielles, boules, vésicules, granules et même cordons courts résultant de l'altération des lipoides de ces zones et des chondriocentes qui y sont contenus.

Les techniques d'imprégnation métallique fournissent, comme c'est d'ailleurs le cas pour les cellules épithéliales des Mammifères,

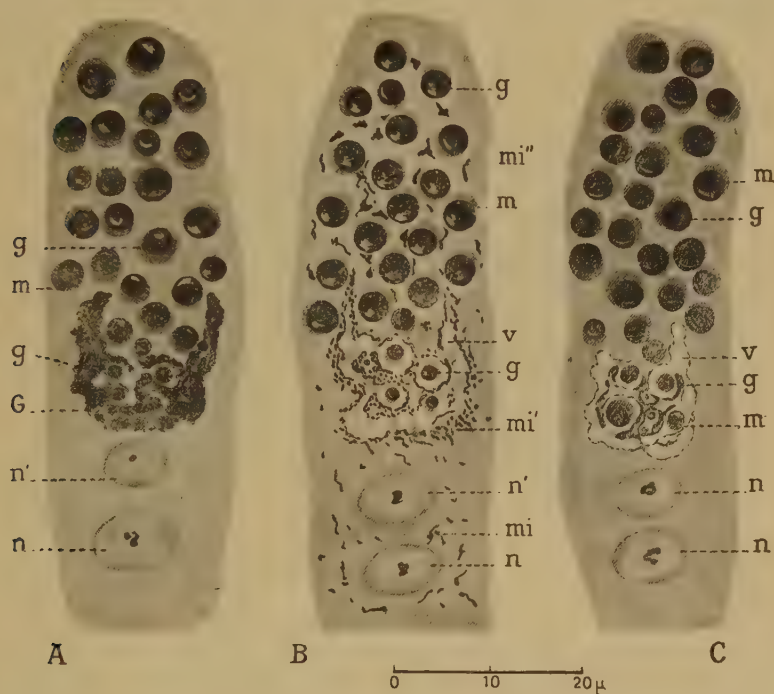


FIG. XXIX. — Cellule épидидymaire de Lézard à divers degrés d'imprégnation métallique.

- A Imprégnation massive du vacuome (G); g : partie « séreuse » du grain de sécrétion; m : partie mucoïde du grain (croissant, demi-lune); n et n' : double noyau.
 B Imprégnation du chondriome, particulièrement du chondriome périvacuolaire (mi'); quelques mitochondries basales (mi) sont imprégnées, ainsi que quelques autres (mi''), entre les grains de sécrétion; v : vacuome réservé en clair sous forme de trophosponge ou lacunome; pour g, m, n, n', même signification qu'en A. Comparer avec la fig XLVI, C.
 C Imprégnation faible du pourtour du vacuome; même signification pour les lettres, qu'en A et B.

une série de figures diverses au milieu desquelles il serait impossible de démêler quelle est celle qui représente l'aspect le plus véridique si l'on ne possédait, grâce aux examens vitaux et aux techniques microchimiques des lipoides, un certain nombre de criteriums précieux.

Les techniques argentiques fournissent en général deux catégories d'imprégnations, les unes faibles, les autres massives. Les imprégnations faibles montrent des images de *trophospungium* absolument superposables à celles fournies par les techniques mitochondriales et lipoïdiques, à savoir un boyau clair, variqueux (fig. XXIX, C; v), disposé sur les coupes longitudinales comme une corbeille ouverte dans la direction de la lumière du canal et, sur les coupes transversales ou obliques (fig. XXX, A; v), comme une sorte de

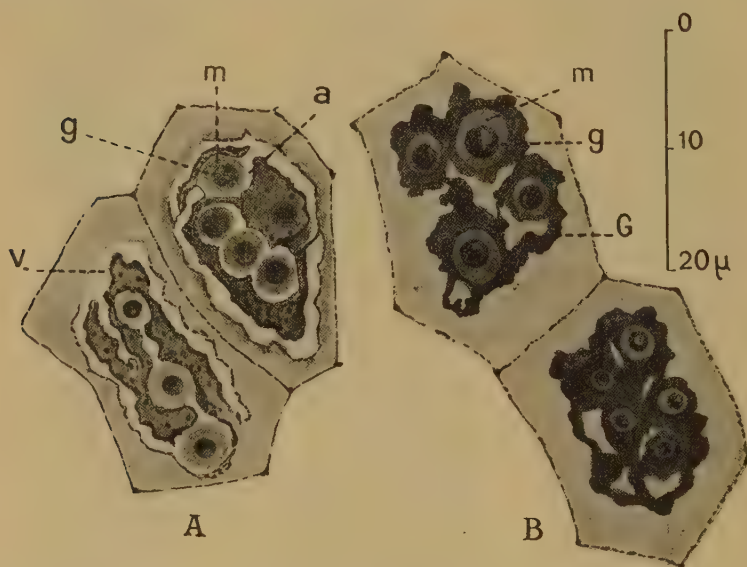


FIG. XXX. — Coupes transversales de cellules épидидymaires de Lézard.
Imprégnation argentique.

A Imprégnation des lipoïdes diffus et du chondriome périvacuolaire; v: vacuome réservé en clair; dans une vacuole a, un grain composé avec le grain « séreux » g et le capuchon mucoïde m.
B Imprégnation massive du vacuome (G) mêmes lettres.

cadre entourant une chambre centrale; la concavité de la corbeille ou la chambre centrale renferment les grains de sécrétion venant de naître, les grains moyens et quelques rares grains de plus grande taille. Les rapports entre ces grains et les boyaux trophospongiaux sont exactement ceux que nous avons décrits antérieurement; mais l'argent souligne ici les contours des uns et des autres, il noircit en un mot la zone d'accumulation lipoïdique et seulement cette zone; on observe parfois des grains ou des tirets qui correspondent à du chondriome plus ou moins altéré (fig. XXX, A). Comme la

réaction du Soudan après action des techniques lipoïdiques, la réaction noire est ici aussi plus intense dans la corbeille qu'à l'extérieur de celle-ci. En somme, l'ensemble rappelle d'assez près l'aspect que **Nassonov**, **Benoît** et nous-même avons observé (fig. XXVIII, A, E) dans les cellules épидидymaires en activité des Mammifères. Les imprégnations fortes imprègnent *in toto* (fig. XXIX, A et fig. XXX, B) le boyau constitué par les éléments du vacuome fusionnés; une partie de la zone lipoïdique peut simultanément être imprégnée, ce qui tend à donner à l'ensemble de l'appareil de Golgi un aspect particulièrement massif. Les très jeunes grains sont ainsi enclavés dans les cordons de cet appareil; la vacuole qui les entoure est complètement noircie, seul le grain safraninophile émerge pour ainsi dire des travées argentophiles. Les grains moyens, en rapport étroit avec celles-ci, appendus à elles, montrent au contraire un phénomène tout à fait comparable à ce que l'on observe sur le vivant: l'aréole mucôide de plus en plus condensée tend à perdre rapidement son argentophilie, comme elle perd *in vivo* son affinité pour le rouge neutre. Les gros grains quittent bientôt la zone de Golgi; ils n'ont plus aucune affinité pour l'argent.

Les techniques osmiques sont celles qui fournissent le plus grand nombre d'images, selon la fixation et surtout selon le temps d'imprégnation. L'image la plus commune est celle qui consiste en un noircissement relativement peu intense de la zone d'accumulation lipoïdique rappelant de très près le résultat que fournit l'imprégnation argentique faible, aussi bien chez le Lézard que chez les Mammifères. Mais il arrive fréquemment de trouver au contact des éléments du vacuome visibles sous forme de canalicules trophospongiaux des filaments plus ou moins longs qui les ceignent, les encadrent étroitement, présentent assez souvent des anastomoses en donnant des figures réticulées partielles. La comparaison des figures obtenues avec les images mitochondriales et l'examen *in vivo* ne laisse aucun doute; il s'agit évidemment du chondriome de la zone de Golgi (fig. XXIX, B; *mi'*) qui est resté à peu près intact et s'est imprégné. Il est à noter d'ailleurs que dans certaines imprégnations il subsiste quelques vestiges du chondriome cellulaire autre part que dans la zone de Golgi, mais ces éléments sont, la plupart du temps, fort mal conservés et jamais en totalité (fig. XXIX, B; *mi*). Il est aussi fort

remarquable que, ces derniers éléments n'étant pas du tout visibles, on observe un système de filaments débordant vers le haut la zone de Golgi; ces filaments ou plus exactement ces grumeaux ou ces cordons courts et épais, chondriome évidemment altéré accompagnent sur une certaine distance et même souvent jusqu'à l'apex cellulaire les produits de sécrétion (fig. XXIX, B; *mi''*); il serait facile d'interpréter de telles images comme une désagrégation de l'appareil de Golgi, ainsi que l'ont fait certains auteurs sur d'autres objets. Comme dans l'épididyme des Mammifères, mais de façon beaucoup plus intense, on peut obtenir enfin, non plus les filaments en question mais des cordons plus longs et plus volumineux résultant de la fusion et du gonflement des filaments, ou des formations très comparables à celles que l'on obtient avec la technique de démasquage de Ciaccio. Enfin, dans des cas particulièrement rares mais heureux l'on obtient une imprégnation totale du vacuome semblable à celle que donnent les imprégnations argentiques fortes.

VI. — LA CELLULE CARTILAGINEUSE.

a) AU REPOS.

La cellule cartilagineuse est certainement la cellule qui a été le plus étudiée à la fois par les techniques cytologiques et les colorations vitales; pourtant, une grande confusion règne à son égard¹.

L'on sait que le premier réseau décrit par **Pensa** (1901) était un réseau mitochondrial et qu'à la suite de **von Bergen** (1904) ce même auteur ayant reconnu son erreur décrivit un plus petit appareil de Golgi localisé, différent du chondriome. Il ajoute cependant (1913, p. 171): « Les figures les plus intéressantes sont celles données par les cellules dans lesquelles les filaments qui appartiennent certainement au chondriome se réunissent tous en une masse bien limitée et placée près du noyau, et dans laquelle la pénétration microscopique ne permet pas de distinguer ce qui appartient au chondriome

1. Nous ne citerons naturellement que les auteurs qui nous intéressent directement, renvoyant pour l'historique complet aux mémoires de **Dubreuil** (1913) et de **Deineka** (1916).

et ce qui appartient au réseau; on y distingue çà et là les détails des deux formations, mais rien de plus. On doit donc penser en voulant être uniquement objectif d'après les preuves qu'on a eues sous les yeux, qu'il y a au moins une juxtaposition topographique du chondriome et du réseau, une véritable compénétration des éléments des deux formations. Il s'agit certainement de rapports très étroits mais pas au point de pouvoir prouver des rapports de continuité.... » Plus récemment, **Deineka** (1916) déclare : « En un mot, ces deux formations dans la cellule cartilagineuse présentent non seulement cette proximité morphologique visible, notée déjà par **Pensa** (1913) mais encore la faculté probable d'une transformation mutuelle, ce qui peut être facilement observé à l'aide des procédés qui les colorent simultanément. » Après avoir été aussi catégorique, l'auteur bat en retraite quelques lignes plus loin... et conclut que les deux formations sont cependant absolument indépendantes!!...

Arnold (1908) a beaucoup étudié la cellule cartilagineuse à l'aide des colorants vitaux, mais sa conception des *plasmosomes* à la fois granula d'Altmann et appareil réticulaire, fabriquant du calcium et du glycogène, n'a point précisément apporté de clarté dans le problème. **Renaut** (1904), puis **Dubreuil** (1913) ont étudié vitalement et de façon magistrale la cellule cartilagineuse, sans avoir malheureusement exécuté de doubles colorations rouge neutre-vert Janus et sans avoir confronté leurs résultats avec les techniques d'imprégnation métallique. On sait que **Renaut** a décrit dans le cartilage des vacuoles à grains de sécrétion ou vacuoles rhagiocrines colorables post-vitalement par le rouge neutre mais renfermant des grains de sécrétion réfringents incolores sur le vivant et prenant souvent l'hématoxyline sur pièces fixées. **Dubreuil** admet la participation active des chondriosomes à l'activité sécrétoire de la cellule cartilagineuse, lors de la formation de ses vacuoles rhagiocrines, mais il n'a pas observé véritablement cette participation; il ne voit aucune forme de transition entre les deux formations et il fonde seulement son opinion sur la réduction de la masse du chondriome dans la cellule.

Enfin, nous avons, avec **M.-R. Godin**, publié des résultats préliminaires (1925) que nous allons personnellement compléter au moins en ce qui concerne la cellule des Mammifères, laissant à notre

collaboratrice le soin de faire une étude comparative ultérieure.

Nous avons utilisé pour ces recherches des épiphyses de Rat nouveau-né; il est facile d'obtenir des coupes à main levée suffisamment minces pour permettre d'observer les cellules vitalement, avec ou sans coloration. On remarque ainsi, comme **Renaut** l'avait observé chez la Grenouille, qu'il existe dans le cytoplasme un amas granuleux; cet amas est, dans le cas particulier de la cellule de Mammifère, *parfaitement localisé à l'un des pôles du noyau*. La coloration au rouge neutre le met rapidement et admirablement en évidence : il est constitué de vacuoles uniformément colorées par le rouge neutre (vacuoles plasmocrines de **Renaut**) et de vacuoles renfermant un grain de sécrétion (vacuoles rhagiocrines de **Renaut**) avec d'ailleurs, contrairement à l'opinion de **Renaut**, tous les intermédiaires entre ces deux genres de formations. Les premières ont quelquefois tendance à se grouper et peut-être même à s'anastomoser comme l'avait remarqué **Arnold**, les secondes sont nettement individualisées; elles montrent, autour du grain de sécrétion, en coupe optique, un croissant fortement coloré par le rouge neutre ou un anneau entier, tous phénomènes parfaitement observés par **Renaut**. La coloration si précieuse au vert Janus décèle dans le cytoplasme de longs chondriocotes souvent bifurqués, souvent accolés les uns aux autres, ayant tendance, lorsque les conditions deviennent défectueuses, à s'anastomoser et aussi à présenter des varicosités. Il est parfois remarquable de constater une concentration radiaire des éléments de ce chondriome dans la zone à vacuoles. Cette « irradiation » n'est cependant pas la règle et de nombreux chondriocotes sont généralement répartis un peu partout dans le cytoplasme; néanmoins, même dans ce cas, on ne peut qu'être frappé de voir un lot de chondriocotes comme attiré par l'amas vacuolaire, le ceindre, le pénétrer, on pourrait presque dire le dissocier.... Notons enfin qu'entre les chondriocotes, à la périphérie de la cellule, souvent aussi, près du noyau mais jamais en tous cas dans la zone vacuolaire on remarque, surtout au bout de quelques minutes d'examen, des plages cytoplasmiques présentant une réfringence faible mais spéciale; ces plages, après un examen prolongé, deviennent de plus en plus apparentes en simulant l'aspect de grandes vacuoles. Elles

n'ont cependant rien de commun avec le vacuome et ne se colorent du reste jamais par le rouge neutre.

Les techniques mitochondriales nous ont permis de retrouver les dispositions décrites sur le vivant et de confirmer les descriptions des auteurs nombreux qui se sont occupés du chondriome de la cellule cartilagineuse. Nous attirons seulement l'attention sur la concentration du chondriome dans la zone de la supposée centrosphère, concentration qui a été remarquée par **Pensa** et surtout par **Deineka**. Les techniques de détection des lipoides mettent parfaitement en évidence en clair le vacuome, autour duquel s'amassent, selon la règle, des lipoides diffus (notre fig. 6, 1925). Toutes ces techniques paraissent mal fixer certains endroits du cytoplasme; il n'est en effet pas rare d'observer par places des zones spumeuses ou, ainsi que **Dubreuil** l'a figuré (pl. VI, fig. 8, 9 et 10) et que le reproduit **Policard**. (cf. notre figure I, en 4) de grandes vacuoles correspondant aux plages que nous avons observées précédemment dans l'examen vital. Ces vacuoles sont produites par le départ du *glycogène* qu'il est aisé de déceler à ce niveau par les techniques classiques. Il se présente généralement, quand la fixation est satisfaisante, sous forme de plages diffuses sans aucun rapport avec le chondriome ainsi que **Noël** l'a établi pour la cellule hépatique.

Les résultats des techniques d'imprégnation métallique s'interprètent maintenant aisément : le réseau est-il constitué par des filaments fins, de taille sensiblement égale à celle des éléments du chondriome, et en relation topographique étroite avec ces derniers (**Pensa**, 1913, fig. 5 et 9), c'est qu'effectivement on n'a décelé que le territoire polaire (*polarer Chondriom Bezirk* de **Deineka**) de ce chondriome pour des raisons de condensation lipoidique auxquelles nous sommes habitués. Se trouve-t-on en présence d'« un groupe de grains ou de grumeaux pareils », « d'un aspect plus rude » que les chondriosomes « et d'une forme irrégulière ou anguleuse » (**Deineka**, fig. 1, 11, 12), de *dictyosomes* en un mot, souvent en croissants ou en anneaux, c'est que l'on a imprégné le véritable appareil de Golgi, le vacuome, bien différent du chondriome. Beaucoup d'artefacts sont d'ailleurs possibles dans cette région délicate, ne serait-ce que l'appareil puissant formé de cordons épais de **Deineka**, figure 2 et de notre note préliminaire (1925), figure 5.

Remarquons enfin que les plages à glycogène, les soi-disant vacuoles des auteurs ne présentent aucun rapport avec l'appareil, c'est-à-dire avec les vraies vacuoles et que cet éloignement topographique ne paraît pas en faveur de l'intervention du vacuome (plasmosomes d'**Arnold**) dans la formation de ce glycogène, contrairement à ce que **Arnold** avançait.

Il est intéressant de noter également qu'au moment des divisions de la cellule cartilagineuse les vacuoles, mêlées au chondriome et disséminées plus ou moins dans la cellule, fournissent les dictyokinèses typiques, décrites par **Pensa** et **Deineka**.

En ce qui concerne les grains de sécrétion observables dans les vacuoles rhagiocrines, il est bien entendu qu'ils se forment au sein de ces dernières sans intervention directe du chondriome.

b) DANS LA ZONE D'OSSIFICATION.

Les modifications de la cellule cartilagineuse au cours de l'ossification ont été suivies par **Pensa**, **Cajal** et **Deineka**. Cependant les examens vitaux et les imprégnations que nous avons effectués nous permettront d'apporter quelques additions et correctifs aux descriptions de ces auteurs; en fait, il est à remarquer que ces descriptions ne concordent pas exactement, surtout en ce qui concerne la phase la plus intéressante de la vie de la cellule cartilagineuse : la phase hypertrophique et vésiculeuse. De plus ces auteurs ont complètement négligé certains aspects histochimiques de la question.

Pensa, **Cajal** et **Deineka** s'accordent à reconnaître l'accroissement considérable de l'appareil de Golgi lors de la transformation des cellules sériées en hypertrophiées; cependant, alors que les deux premiers auteurs parlent de cordons et de filaments, le troisième décrit et figure « une désagrégation en unités assez grosses (les dictyosomes) d'une forme irrégulière, noduleuse ou arrondie qui se groupent d'abord à l'entour du noyau, en gardant en partie une certaine liaison entre elles (fig. 4, r) ». Il est vrai que **Pensa** et **Cajal** admettent cette désagrégation mais à un stade sensiblement plus tardif que **Deineka**; les deux auteurs ne sont d'ailleurs plus d'accord à ce moment-là... « ce réseau semble haché, divisé en

morceaux irréguliers », dit **Pensa**, « mais on ne doit pas attacher une grande importance à cet aspect qui peut être le résultat d'une altération réelle aussi bien que celui d'une imprégnation imparfaite ou partielle du réseau par les réactifs ». Ainsi, tandis que **Pensa** penche vers une imprégnation insuffisante, **Cajal** n'hésite pas à expliquer la fragmentation, la désagrégation du réseau par sa destruction même, corrélative de la destruction de la cellule cartilagineuse.

Rappelons enfin que de nombreux auteurs, dont **Deineka**, ont insisté, aux dernières phases de la vie des cellules cartilagineuses, sur l'accumulation de soi-disant vacuoles dans la partie la plus périphérique du cytoplasme de ces cellules, vacuoles volumineuses provenant peut-être des éléments désagrégés de l'appareil de Golgi, peut-être du chondriome dégénéré, pouvant se présenter aussi comme boules de calcification et renfermer par conséquent des combinaisons quelconques de calcium, pouvant enfin se déverser dans la substance fondamentale.

Toutes ces hésitations et réticences seront résolues, comme nous le montrerons par la confrontation des examens vitaux, des imprégnations métalliques, des techniques mitochondriales et microchimiques. C'est l'absence de techniques convergentes qui, là comme ailleurs, a tendance à semer la confusion.

Nous passerons rapidement sur les aspects vitaux présentés par les cellules cartilagineuses au stade sérié, l'aspect individuel des éléments du chondriome et du vacuome n'étant pas différent de celui des cellules du cartilage hyalin normal. Seule la disposition d'ensemble de ces formations a varié, l'amas vacuolaire occupant souvent, au milieu de la cellule, le flanc du noyau lequel s'est allongé comme toute la cellule elle-même dans une direction perpendiculaire à l'axe de sériation. Quelle que soit du reste la situation du vacuome il est encore nettement polarisé.

Au fur et à mesure de la transformation des cellules sériées en hypertrophiées, on observe au contraire une dépolarisation progressive du vacuome, lequel tend à former un croissant, puis une véritable couronne autour du noyau; les éléments vacuolaires *augmentent manifestement de nombre* pendant cette période; les grains de sécrétion subissent nettement une maturation (augmentation de leur

réfringence, diminution des anneaux périphériques) en même temps que naissent de jeunes vacuoles uniformément colorées par le rouge neutre. A partir du stade « couronne » on assiste à une forte dispersion des éléments vacuolaires, les plus mûrs émigrant à la périphérie de la cellule; il reste cependant fréquemment un ou deux petits groupes de jeunes vacuoles à proximité du noyau. Dans l'ensemble, et ceci à partir du stade couronne jusqu'aux stades ultimes de la vie de la cellule, on remarque *une forte diminution du nombre* des éléments vacuolaires. En résumé, on a l'impression qu'au début de son hypertrophie, la cellule cartilagineuse doublant son activité métabolique, charge son cytoplasme de produits de sécrétion; ces produits sont sans doute éliminés, sans qu'on puisse cependant le prouver autrement que par leur mouvement de migration et une diminution considérable de leur nombre. Enfin, à la phase terminale de l'hypertrophie, la cellule paraît incapable de récupérer son activité initiale, elle dégénère....

Au cours de ces processus, le chondriome modifie ses dispositions topographiques corrélativement à la dispersion du vacuome et aussi par suite de phénomènes sur lesquels nous allons avoir à revenir. Dans tous les cas, à mesure que la cellule avance en âge, on remarque *in vivo*, même dans les meilleures conditions d'examen, une tendance à la fragmentation ou à la rapide altération des chondriocontes; ils apparaissent fortement moniliformes ou semblent par places se fusionner entre eux en constituant des réseaux lâches.

L'examen vital nous permet en outre d'observer un phénomène particulier déjà signalé dans la cellule normale mais qui prend de plus en plus d'importance au fur et à mesure que la cellule avance en âge : ce phénomène consiste en une réfringence spéciale de certaines zones cytoplasmiques, lesquelles augmentent de plus en plus de volume en réservant entre elles des espaces trabéculaires où s'accumulent les éléments cytoplasmiques normaux, à savoir le chondriome et le vacuome. Cet aspect est surtout accusé aux stades où le vacuome a subi sa plus grande dispersion; les travées cytoplasmiques sont alors chargées d'éléments du vacuome entre lesquels serpentent les chondriocontes.

Les techniques mitochondriales concordent dans leurs résultats avec les examens vitaux et permettent aussi de confirmer les des-

criptions des auteurs, particulièrement de **Deineka**. Elles permettent en outre d'observer de grands espaces spumeux, ou même entièrement vides, correspondant aux plages observables sur le vivant et qui découpent le cytoplasme en véritables travées où sont exclusivement localisés les chondriocentes; elles permettent aussi d'identifier, soit par leur fuchsinophilie, soit par leur sidérophilie, les grains de sécrétion dont l'existence avait été reconnue avant nous

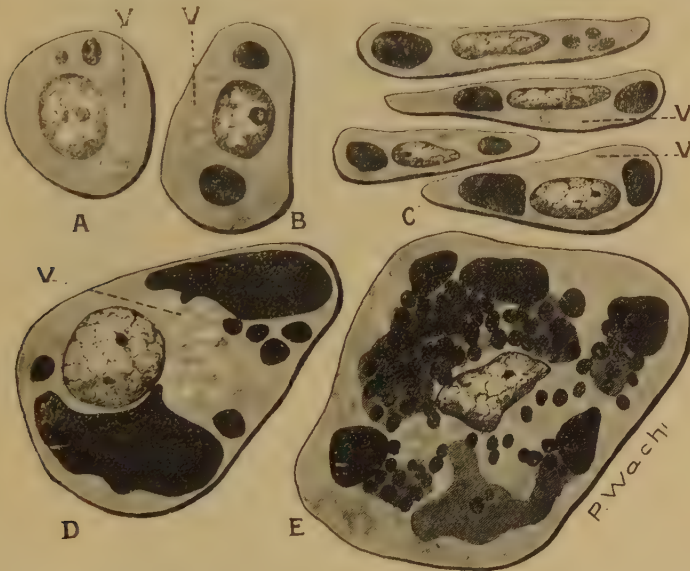


FIG. XXXI. — Le glycogène de la cellule cartilagineuse au cours du processus d'ossification enchondrale; le glycogène est en flaqes ou en grains.

A Cellule de l'extrémité épiphysaire; B Cellule plus profonde.

C Groupe de cellules sèriées; D Cellule au début de l'hypertrophie.

E Cellule hypertrophiée.

Dans toutes les figures, v est la zone du vacuome.

chez les Mammifères, à la fois par l'examen vital et par les techniques cytologiques, par **Dubreuil** (1913; fig. 5).

Les techniques du glycogène nous apportent des résultats fort intéressants; plus la cellule augmente de volume, et plus elle accumule de glycogène : c'est là, comme dans la cellule normale, l'origine de ces plages que nous avons décrites sur le vivant et qui laissent dans le cytoplasme fixé, des trous, ou soi-disant vacuoles des auteurs. L'évolution de cette surcharge glycogénique du cytoplasme est figurée de façon suffisamment nette (fig. XXXI) pour nous dispenser

de tout commentaire. Il est intéressant de constater que ces plages imbibent une trame cytoplasmique très délicate, dépourvue de tout élément figuré, qui, dans des pièces bien fixées, offre un aspect spumeux très caractéristique et ne laisse que des lacunes vides après une fixation brutale.

Les techniques d'imprégnation métallique nous apportent les renseignements suivants :

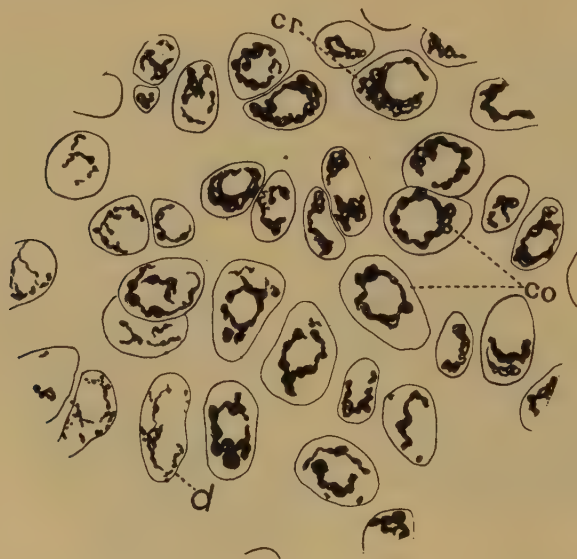


Fig. XXXII. — Cellules cartilagineuses de Rat nouveau-né, au début et à la fin de l'hypertrophie. Imprégnation argentique. Schématique.

cr : Appareil de Golgi, en croissant;
co : Appareil en couronne;
d : Dispersion de ses éléments.

Dans les cellules du cartilage sérié, l'appareil de Golgi est nettement polarisé; il occupe généralement, comme le vacuome sur le vivant, la zone médiane de la cellule, souvent entre deux plages à glycogène qui, elles, sont localisées aux deux extrémités cellulaires. (Comparer fig. XXXI, C et fig. XXXIII, a).

Il peut exister naturellement toute une gamme d'artefacts possibles comme dans la cellule cartilagineuse au repos, depuis un fin réseau jusqu'à un réseau grossier en passant par le seul aspect authentique de dictyosomes.

Dans les cellules du cartilage hypertrophié, nous assistons comme

sur le vivant à une dépolarisation de l'appareil avec stade en croissant (fig. XXXII, *cr* et fig. XXXIII *a* et *a'*) et stade en couronne (fig. XXXII, *co* et fig. XXXIII, *b*); puis, stade de complète dispersion (fig. XXXII, *d* et fig. XXXIII, *c* et *d*) avec, parfois, un ou deux

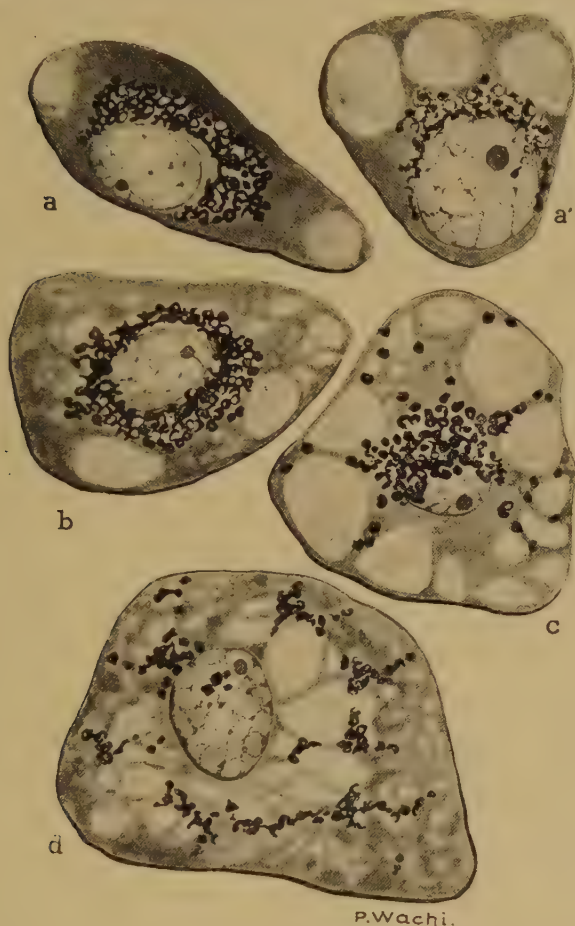


FIG. XXXIII. — Cellules cartilagineuses sériées et hypertrophiées; imprégnation argentique.

- a* sériée, au début de l'hypertrophie; l'appareil est en croissant; les dictyosomes sont fortement imprégnés. Deux plages claires à glycogène (comparer avec XXXI, C).
- a'* Les dictyosomes sont plus faiblement imprégnés. Trois plages à glycogène.
- b* L'appareil est en couronne autour du noyau.
- c* Début de dispersion des dictyosomes; nombreuses plages à glycogène.
- d* Dispersion accentuée des dictyosomes.

petits amas périnucléaires. Ces stades ont été assez mal observés par les auteurs et ce, ainsi que le reconnaît **Pensa**, par suite d'impré-

gnations insuffisantes. C'est ainsi qu'au stade de dispersion, **Cajal** ne figure (fig. 19, A, B, C) que les seuls amas périnucléaires. De plus, un grand nombre de filaments décrits par lui et par **Pensa** sont probablement des chondriocentes plus ou moins altérés présentant, on l'a vu, des rapports topographiques très étroits avec l'appareil et pouvant aisément être confondus avec lui. (**Cajal**, fig. 19, D). Seul, **Deineka** a pu, à ces stades, démêler ce qui appartenait réellement à l'appareil (cf. sa Pl. XVIII, fig. 10), mais l'évolution qu'il décrit est incomplète. Il suffira, nous l'espérons, de comparer les figures de ces différents auteurs avec les nôtres. Nous croyons nécessaire de profiter encore de l'occasion pour signaler que sans le criterium des examens vitaux il est probable que nous nous serions, comme nos prédécesseurs... contenté de peu, les imprégnations dans cette zone étant particulièrement difficiles. En ce qui concerne la structure fine de l'appareil on notera l'aspect en reticulum fin où l'on observe admirablement les croissants vacuolaires bordant les grains de sécrétion non imprégnés et plus ou moins bien conservés; jamais ce reticulum fin ne se présente sous forme de véritables cordons ou filaments; il est toujours aisé de le décomposer en ses éléments dictyosomiques, vacuolaires. Ou bien l'on remarquera, à la suite d'imprégnations intensives, un reticulum beaucoup plus volumineux mais toujours décomposable en ses éléments constitutifs. **Deineka** a, du reste, bien observé et figuré le fait (fig. 10).

En résumé, et pour conclure, depuis la région quiescente de la zone d'ossification enchondrale jusqu'à l'extrémité de cette zone, la cellule cartilagineuse passe par les stades « cyto-physiologiques » suivants :

a) *Phase de prolifération* (cartilage hyalin, cartilage sérié) peu favorable à une activité physiologique intense : le chondriome et le vacuome ne présentent pas de caractéristique bien remarquable si ce n'est une tendance de ce dernier à la formation de grains de sécrétion.

b) *Phase d'élaboration* (début de l'hypertrophie) qui se traduit par une activité intense du vacuome; augmentation du nombre de ses éléments qui ne peuvent tenir dans la petite zone où ils étaient localisés au stade précédent et débordent autour du noyau en une zone en croissant qui devient bientôt annulaire; nombreux grains

de sécrétion, nombreuses vacuoles de remplacement. Le chondriome participe sans nul doute à ce processus mais il s'agit d'une activité physico-chimique dont ne peuvent rendre compte nos techniques morphologiques.

c) *Phase d'activité chondrolytique* (fin de l'hypertrophie) admise par **Renaut, Cajal, Deineka, Lams** (1925) mise en évidence par la diminution considérable des produits probablement enzymatiques élaborés au stade précédent et vraisemblablement évacués dans la substance fondamentale. Accumulation de certains produits résultant de cette activité digestive : *glycogène* en particulier (l'on connaît la teneur importante de la substance fondamentale en hydrates de carbone : glucosamines, acide glycuronique, etc...); peut-être aussi certains sels de calcium mis en évidence par **Cretin** (1925).

d) *Phase destructive et mort cellulaire* caractérisée par la désagrégation du cytoplasme et de ses éléments (vacuome et chondriome); libération des produits accumulés, particulièrement du glycogène, de l'importance duquel on peut préjuger à ce niveau, à la suite des recherches de **Freudenberg et P. György** (*Bioch. Ztschr.* 1922) montrant le rôle modérateur capital du glucose sur la fixation du calcium.

Ces stades naturellement schématiques peuvent quelque peu chevaucher les uns sur les autres; la phase d'élaboration débute évidemment au stade a), la phase d'activité chondrolytique essentiellement caractérisée par l'accumulation du glycogène commence certainement avant le stade c). Il n'en est pas moins vrai que chaque stade mérite d'être individualisé puisqu'il présente un caractère nettement dominant, justifiant à notre avis une telle schématisation.

VII. — LA CELLULE SEXUELLE MALE

Sjövall a imprégné, dès 1906, l'appareil de Golgi des cellules séminales de Souris et montré qu'il était constitué de bâtonnets accolés à l'idiozome. Il serait éliminé dans la spermatide.

Mais c'est à **Perroncito** (1909) que nous devons un ensemble de notions restées classiques concernant l'appareil de Golgi des cellules germinales mâles. Cet auteur a étudié la structure et l'évolution de l'appareil dans la spermatogénèse et la spermiogénèse de *Paludina*

vivipara; il a aussi, mais plus sommairement, étudié le cas des Mammifères (Chat, Cobaye, Lapin et Rat). Dans la lignée oligopyrène de la Paludine, il décrit, à l'aide de la « réaction noire » de Golgi et la technique de Kopsch, un système de filaments plus robustes que les chondriosomes, anastomosés entre eux, occupant une zone de protoplasma située dans le voisinage du noyau, du côté où la portion de protoplasme est plus grande et où ne se trouvent pas les chondriosomes. Très petit dans le spermatocyte de premier ordre, il s'accroît sensiblement dans la suite. Au cours des mitoses, l'appareil de Golgi se fragmente graduellement en segments ayant la forme de bâtonnets arqués, égaux entre eux; quelques-uns sont en anneau. **Perroncito** donne à ces formations le nom resté classique de *dictyosomes* et au mouvement de ces dictyosomes lors de la division cellulaire celui de *dictyokinèse*. Dans le spermatocyte de second ordre, l'appareil de Golgi se trouve d'ordinaire à l'état de dictyosomes. C'est seulement dans ces cas exceptionnels qu'il se présente sous forme d'appareil réticulaire à filaments anastomosés et ramifiés, assez grossiers, dérivé d'un regroupement des dictyosomes. Dans la spermatide, les dictyosomes ont tendance à se rapprocher les uns des autres et, par des anastomoses progressives, à reconstituer l'appareil réticulaire. Puis, l'appareil occupe pendant un temps notable, et tant qu'elle existe, l'expansion postérieure du corps du némasperme, quelquefois se conservant intact, d'autres fois se décomposant graduellement de nouveau en dictyosomes présentant l'aspect de bâtonnet arqué, d'anneau, de disque. Plus tard, on trouve entre la partie axiale du némasperme occupée par les chondriosomes de Meves et la portion périphérique occupée par le manteau mitochondrial (ou filament hélicoïdal dérivé des mitochondries de Benda), un certain nombre de dictyosomes provenant de la décomposition de l'appareil, et d'ailleurs assez difficiles à démontrer à cette époque. A l'extrémité caudale du corps du némasperme on peut encore observer clairement un ou plusieurs petits corps provenant de l'appareil réticulaire; *ils se colorent élégamment in vivo par le bleu de crésyl brillant et par le rouge neutre*. Un fait assez notable, ajoute **Perroncito**, c'est que le capuchon connu qui recouvre ou qui constitue la tête du némasperme se colore électivement par toutes les réactions qui servent à mettre l'appareil réticulaire en

évidence; il n'ose cependant pas affirmer sur cette seule présomption la dérivation de ce capuchon de l'appareil réticulaire. Les faits relatifs à la lignée eupyrene sont très voisins de ceux décrits dans l'autre lignée; on doit noter seulement qu'aux dires mêmes de l'auteur il est souvent fort difficile au cours de la mitose de différencier nettement les dictyosomes des chondriosomes.

Fauré-Fremiet (1910) étudie les mitochondries et le « nebenkern » d'*Helix* et d'*Arion*. Il montre que tous deux se colorent par la technique de Sjövall et par la technique de Benda. De plus, par la coloration vitale au violet Dahlia il colore également les deux formations, mais les éléments du nebenkern mettent plus de temps à se colorer et pendant le temps nécessaire à leur coloration il est fréquent d'observer qu'ils subissent des altérations de forme, gonflement, vacuolisation, étirement, leur donnant l'aspect caractéristique des figures myéliniques. Dans la lignée sexuelle d'*Arion*, **Fauré-Fremiet** trouve, dans les spermatogonies, des mitochondries en grains isolés correspondant bien aux cytomicrosomes de **La Valette Saint-George**; dans les spermatocytes de premier ordre, les mitochondries se réunissent en chaînettes qui deviennent bientôt de petits filaments lisses et assez courts aux dépens desquels semblent alors se différencier les éléments du nebenkern par gonflement de quelques-uns de ces chondriomites. Ces éléments, ou « pseudo-chromosomes » de certains auteurs, se réunissent bientôt autour d'un espace clair, ce qui donne sur les coupes l'aspect caractéristique d'un anneau discontinu. Cet anneau est constitué par de petites calottes sphériques, qui, vues de profil, donnent l'image d'un bâtonnet courbé et vues de face celle d'un petit cercle dont le bord est plus coloré que le centre. De ses recherches **Fauré-Fremiet** conclut finalement que chez les Mollusques Gastéropodes l'appareil mitochondrial du spermatocyte est primitivement constitué par des mitochondries isolées ou filamenteuses dont certaines se transforment en « pseudo-chromosomes » qui, par leur ensemble, forment un « nebenkern »; celui-ci ne semble plus jouer de rôle actif dans la biologie du spermatozoïde....

Dans une courte note ultérieure, relative au travail de **Perroncito**, **Fauré-Fremiet** (1912) insiste sur le fait que les filaments de Platner ou pseudo-chromosomes des spermatocytes de l'*Helix* et de

l'*Arion* correspondent à l'appareil de Golgi de **Perroncito** et qu'ils constituent le nebenkern des auteurs. Il rappelle que **von La Valette Saint-George** et **Prenant** ont vu les pseudo-chromosomes du nebenkern des Pulmonés se former aux dépens de « cytomicrosomes » préexistants dans les spermatogonies. « Je suis persuadé, » dit-il, « que ces cytomicrosomes sont bien comme on l'admet aujourd'hui des mitochondries; d'autre part j'ai vu et figuré tous les intermédiaires entre des mitochondries typiques et les pseudo-chromosomes du nebenkern, » et il ajoute : « Mais je suis en droit de dire à M. Perroncito qu'il existe chez *Helix* et *Arion* quelque chose qui est très connu, qui est le nebenkern, qui ressemble, par son comportement pendant la mitose, aux dictyosomes qu'il a décrits chez la Paludine et qui, à mon sens, dérive des mitochondries ».

Dans un article d'ensemble sur l'appareil de Golgi, **R. Weigl** (1912) étudie la structure et le comportement de l'appareil au cours de la spermato et de la spermiogénèse d'*Helix*, de *Cavia cobaya* et d'*Insectes* tels que *Sphynx ligustri*. Chez *Helix*, **Weigl** décrit un appareil correspondant manifestement au nebenkern qu'il sépare nettement des mitochondries et qu'il suit dans les diverses phases de la spermatogénèse jusqu'à la spermie; dans cette dernière, il subit une condensation qui tend à le rendre incolorable et méconnaissable. Mais préalablement, une partie de l'appareil, en même temps qu'une partie des mitochondries non utilisées dans la formation de l'enveloppe mitochondriale, est éliminée de la pièce intermédiaire.

Chez le Cobaye, un fait est à noter : c'est, comme chez l'Escargot, l'élimination d'une partie seulement de l'appareil tandis que l'autre partie persiste sous forme de grains ou de filaments dans la gaine protoplasmique de la pièce intermédiaire du spermatozoïde.

Envisageant le cas de la cellule sexuelle mâle, **Weigl** constate avec quelque embarras combien il est souvent difficile d'établir une barrière entre les mitochondries et l'appareil. N'y a-t-il pas des appareils qui affectent des formes mitochondriales et d'autre part n'arrive-t-il pas que l'on imprègne à la fois les mitochondries et l'appareil? Aussi, après l'avoir entendu proclamer que « ... so ist es auch nicht verwunderlich, dasz es oft äusserst schwer fällt oder auch schlechtwegs unmöglich ist, an solchen Präparaten, diese zwei Bildungen auseinander zuhalten », peut-on légitimement s'étonner

de le voir se raviser un peu plus loin et proclamer la spécificité des techniques, pour enfin reconnaître que, chez les Insectes, l'appareil plus résistant même que les mitochondries se rapproche plutôt par son comportement de ces dernières. De là, l'auteur se trouve tout naturellement amené à admettre, comme nous l'avons vu antérieurement, qu'il peut exister entre les deux formations des liens de filiation, soit phylo, soit ontogénétiques.

Terni (1911-1914), grâce à de nombreuses observations *in vivo*, apporte dans une série de beaux mémoires une importante contribution à la connaissance des constituants cellulaires dans les cellules germinales mâles. Il trouve dans les spermatocytes de *Geotriton* une sphère limitée périphériquement par des corpuscules isolés, réfringents, à limites nettes, « *foggiati a colpo d'unghia* » et qu'il désigne du nom de corpuscules périidiosomiques. Ces corpuscules ont une réaction basophile dans les préparations colorées et prennent l'argent dans les préparations traitées par la technique de Golgi. Ils correspondent bien aux dictyosomes de **Perroncito** et leur comportement au cours des cinèses est bien celui que **Perroncito** a décrit sous le nom de dictyokinèse. Le chondriome se présente dans ces éléments comme des chondriocentes bacilliformes.

Gatenby publie, de 1917 à 1925, soit seul, soit en collaboration, un certain nombre d'importants mémoires sur les inclusions cytoplasmiques dans les cellules germinales. Après avoir étudié par les techniques usuelles ou mitochondriales les cellules sexuelles d'*Helix* et d'autres Gastéropodes, il y reconnaît l'existence, en une zone spécialisée, de corps qu'il nomme *chondrioplastes*. Ces corps ont l'aspect de bâtonnets plus ou moins incurvés, « comme des bananes »; ils sont toujours associés à l'« archoplasme » (idiozome de **Meves**), à la périphérie duquel ils sont accolés. L'ensemble de l'archoplasme et des chondrioplastes constitue le « *nebenkern* » des auteurs. Le terme « chondrioplasme », dit **Gatenby** (1919; p. 206) est destiné à attirer l'attention sur le fait que ces corps sont semblables à des mitochondries dans leurs réactions vis-à-vis des fixateurs et des colorants. Plus loin, l'auteur insiste sur cette ressemblance : « It must particularly be noted that there are other cytoplasmic bodies such as chondrioplasts (« *nebenkern* », batonnettes of Pulmonates), acroblasts, and certain siderophile granules, which are not exactly

mitochondrial, but wich are very nearly of the same chemical nature. All these bodies and the mitochondria act in almost the same way under treatment of acids and fat solvents ». Et plus loin : « The mitochondria can be distinguished from these bodies, only by watching their behaviour, or by the fact that such pseudo-mitochondrial elements are of a different size or shape from the mitochondria. » Enfin (*ibidem*, p. 238), déclaration encore plus catégorique : « I firmly believe that the chondrioplast batonnetes are chemically allied to the mitochondria. » Un an plus tard, en 1919, **Gatenby** s'aperçoit que ses chondrioplastes sont bien connus et qu'ils sont « évidemment l'appareil de Golgi » comme l'indiquent l'histochemie « and other sources of proof and experiment » (1919; p. 403). « L'histochemie » de **Gatenby**, c'est la réaction noire, l'imprégnation de Kopsch, par laquelle cependant, « the preservation... is often atrocious »!!! ...

Il reconnaît donc l'identité de ses chondrioplastes et des dictyosomes de **Perroncito** mais pense que la structure réticulaire décrite par **Perroncito** est un artefact produit par les réactifs fixateurs (1919). Les « dictyosomes » sont en effet nettement individualisés, ils sont vus tels quels sur le vivant (**Gatenby et Woodger**, 1921. **S. Rau, Brambell et Gatenby**, 1925); ils seraient colorables sur le vivant par le rouge neutre et le vert Janus. Quant aux mitochondries, elles seraient d'après **Gatenby**, non pas bacilliformes, comme les décrit **Terni**, mais sphériques avec un centre moins coloré que la périphérie; la forme en bâtonnet serait due à un artefact; **Gatenby** repousse toute identité entre les mitochondries et les dictyosomes; il leur reconnaît cependant encore une certaine parenté de constitution : les substances grasses ou lipoïdiques qui sont associées à leur substance présentent manifestement des réactions communes vis-à-vis des fixateurs et des colorants. L'hématoxyline et la fuchsine colorent les dictyosomes comme les mitochondries; la technique de **Gatenby** pour les mettre en évidence n'est rien de plus qu'une technique mitochondriale : Flemming sans acide acétique; alun de fer, huit heures; hématoxyline toute la nuit. Cependant **Gatenby** persiste à croire qu'il s'agit de deux choses indépendantes puisque les dictyosomes réduisent l'osmium plus rapidement que les mitochondries et que l'argent jaunit seu-

lement ces dernières tandis qu'il noircit les dictyosomes. Les mitochondries et les dictyosomes se coloreraient cependant d'après **Gatenby** de la même manière par le rouge neutre et le vert Janus.

Ultérieurement (1921) **Gatenby et Woodger** étudient de façon absolument remarquable le comportement des dictyosomes, de l'archoplasme, leurs relations avec la formation de l'acrosome et leur destinée au cours de la spermiogénèse du Cobaye. Deux collaborateurs de **Gatenby**, **S. Rau et Brambell**, démontrent plus tard (1925) l'existence *in vivo* des dictyosomes, les colorent par le vert Janus et confirment entièrement par l'examen vital les données de **Gatenby** et de **Woodger**.

Dans une longue série de travaux, **Bowen** (1920-1928) confirme les données de **Gatenby** et de ses collaborateurs, admet que dans les cellules sexuelles comme dans les cellules somatiques il existe un « complexe de Golgi » formé de dictyosomes + archoplasme et compare finalement la formation de l'acrosome à un processus sécrétoire analogue à celui décrit par **Nassonov** dans le pancréas et dans lequel l'appareil de Golgi jouerait un rôle fondamental.

Hyman (1923) étudie les cellules sexuelles de *Fasciolaria* et y décrit deux substances : l'une « chromophobe » correspondant à l'archoplasme et l'autre « chromophile » répondant aux dictyosomes.

On peut dire qu'autour de la conception de **Gatenby**, complétée par **Bowen**, gravitent aujourd'hui, avec, parfois de légères modifications, la plupart des idées des auteurs spécialisés dans la spermiogénèse. Cette conception a même été accueillie avec faveur par certains protistologues comme **Duboscq et Grassé** (1924-1925), puis **Grassé** (1926) qui n'ont pas hésité à homologuer l'appareil parabasal des Flagellés aux dictyosomés des cellules sexuelles, c'est-à-dire à l'appareil de Golgi. Cet appareil parabasal présente en effet la même constitution par deux substances, l'une chromatique, l'autre chromophobe; la substance chromophile renferme des lipoides, comme les dictyosomes; comme ceux-ci, l'appareil parabasal est seulement conservé par les fixateurs mitochondriaux. D'ailleurs, nous l'avons vu, pour ces auteurs, « appareil parabasal et appareil de Golgi représentent une catégorie du chondriome ».

Nous avons pour notre part étudié avec **J. Painlevé** (1926), puis seul, la spermiogénèse d'*Helix* en la comparant avec celle d'autres

Pulmonés (Lymnée, Planorbe, Paludine); nous avons recherché avec **Mlle Gambier** (1926) des points de comparaison avec la spermiogénèse du Cobaye et du Discoglosse et nous avons laissé à **Mlle Gambier** le soin d'établir avec précision chez ces animaux ainsi que chez la Courtilière et la Notonecte la destinée de chacun des constituants cytoplasmiques. Nous nous bornerons ici à apporter un certain nombre de faits généraux qui sont à notre avis valables pour toute spermiogénèse, développant ainsi le point de vue que nous avons exposé antérieurement. (**Parat**, 1926, a).

SPERMIOGÉNÈSE D'HELIX POMATIA.

I. — *Observations vitales.*

Les spermatogonies ont un cytoplasme tellement restreint qu'il est extrêmement difficile d'analyser leurs constituants. Cependant, au milieu des mitochondries qui occupent le mince croissant protoplasmique, on peut aisément observer quelques vacuoles éparses, généralement au nombre de 3 à 4 colorées par le rouge neutre. On ne peut affirmer que toutes les mitochondries sont semblables; on ne peut dire non plus qu'il en est qui se distinguent par leur réfringence ou leur volume ou tout autre caractère particulier.

Les spermatocytes de premier ordre, lorsqu'ils sont jeunes, montrent également dans le croissant cytoplasmique où sont amassées les formations figurées un certain nombre de vacuoles qui sont éparses au milieu des mitochondries. Déjà à ce stade, on remarque, disséminés au milieu de ces dernières, et en intime contact avec les vacuoles, certains bâtonnets un peu plus réfringents que leurs voisins mitochondriaux et un peu plus incurvés. La différence que l'on observe n'est cependant pas si grande que l'on ne puisse rencontrer des formes de transition entre les mitochondries indiscutables et ces bâtonnets. Le vert Janus et le violet Dahlia colorent indistinctement et les uns et les autres; le rouge neutre ne colore ni les uns ni les autres. La double coloration VJ-RN met parfaitement en évidence les rapports qui existent entre vacuoles, colorables par le rouge, et bâtonnets dont nous venons de parler : chaque bâtonnet est au contact d'une ou de plusieurs vacuoles, sa concavité étant

ournée de préférence vers les éléments vacuolaires. Lorsque les conditions d'observation deviennent mauvaises, on assiste à une vésiculation du chondriome, vésiculation qui atteint également, mais peut-être avec un léger retard, les bâtonnets; cette vésiculation aboutit dans les deux cas à la formation de petites sphères dont l'un des pôles apparaît plus réfringent, comme un croissant, auquel serait accolée une vésicule plus transparente.

Au fur et à mesure de l'accroissement de taille des spermatocytes le cytoplasme tend à prendre de plus en plus d'importance par rapport au noyau; celui-ci reste néanmoins excentrique. Dans la zone la plus large du cytoplasme et au milieu d'elle, les vacuoles, plutôt dispersées aux stades précédents, se sont rassemblées et les bâtonnets les ont suivies; les mitochondries se rencontrent dans tout le cytoplasme, sauf là. Lorsque l'on suit attentivement la coloration des vacuoles au rouge neutre, on constate que la coloration débute par la précipitation, à l'intérieur d'une vésicule claire, du colorant sous forme d'un ou plusieurs granules souvent agités d'un mouvement brownien intense (fig. XXXIV, 1; v^1 et v^2). Puis ce granule semble fondre, pour ainsi dire, dans la vésicule, en la colorant en totalité. Si l'apport du rouge neutre se fait en excès, le colorant peut précipiter dans la vacuole en donnant de ces formations cristallines si fréquentes dans d'autres objets, en S ou en croissants (fig. XXXIV; 1; c et c'). Entre les vacuoles, on observe aisément les bâtonnets dont la morphologie et les caractères spéciaux se sont nettement accentués; ils sont maintenant nettement plus longs, plus épais, plus réfringents que les mitochondries; ils sont fortement incurvés, parfois en S et leur concavité est le plus souvent dirigée vers les vacuoles (fig. XXXIV, 1; l). Ils sont manifestement individualisés, ne contractent aucune espèce de liaison entre eux; ils sont un peu comme des écailles au milieu des vacuoles qu'ils embrassent par une ou par deux et même trois. Ils sont fréquemment en forme de quartiers d'orange, plus réfringents au niveau du bord externe convexe qu'au niveau du bord interne concave (fig. XXXIV, 1; e et i). Le vert Janus colore d'abord les mitochondries qui, avec ou sans coloration, se présentent *comme des chondriocontes bacilliformes*; puis il colore les éléments en écaille que nous venons de décrire, mais il n'est pas rare de voir la coloration disparaître au bout

d'un instant. Si l'on insiste cependant, en employant la technique que nous avons indiquée précédemment, on colore parfaitement ces éléments; il est possible que pendant ce temps les mitochondries aient subi quelques altérations et apparaissent comme des granules ou des grumeaux verts. Une des formes d'altération des mitochondries est aussi une vésiculisation en quartiers d'orange *reproduisant en plus petit l'aspect normal des éléments en écaille*. Au cours des divisions de spermatocytes, l'on voit le groupe vacuolaire se dis-

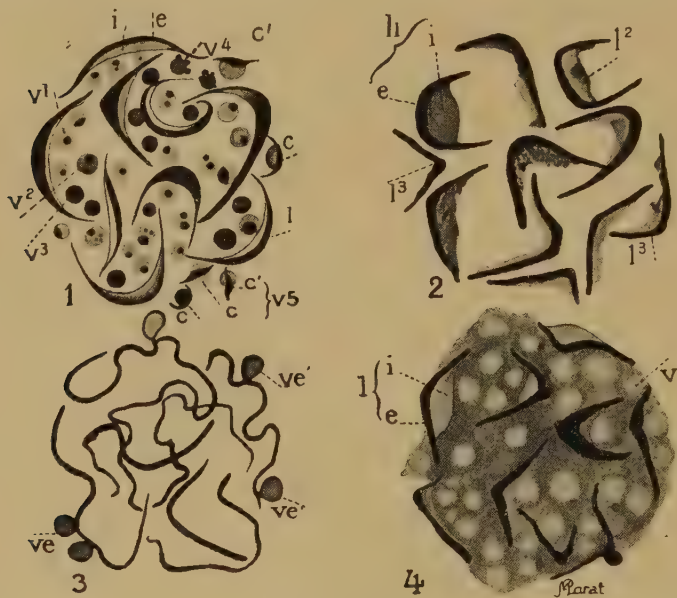


FIG. XXXIV. — Idiozomes de spermatocytes d'*Helix pomatia*; demi-schématique.

- 1 Coloration vitale au Rouge Neutre : *v* : vacuoles; *v1* : granule de colorant précipité dans la vacuole incolore; *v2* : plusieurs granules de colorant; *v3* : vacuole colorée *in toto*; *v4* : colorant précipité à la surface d'une vacuole; *v5* : vacuoles surchargées de colorant précipité et cristallisé en *c* et *c'*; *l* : lépidosome avec sa partie externe convexe *e* et sa partie interne concave *i*.
- 2 Imprégnation osmique faible : *l* : lépidosomes; *l1* : lépidosome typique avec ses deux portions, *e* convexe chromophile et *i* interne chromophobe; *l2*, *l3* : autres aspects; remarquer en *l3*, l'aspect spécial de la portion interne, comme déchiquetée.
- 3 Altération fréquente après osmification : peloton de filaments avec vésicules *ve* et *ve'*.
- 4 Imprégnation osmique plus poussée qu'en 2; même résultat avec la technique de Dietrich pour les lipoides : lépidosomes *l* avec leurs 2 portions *i* et *e*; lipoides diffus avec les vacuoles réservées en clair.

perser plus ou moins jusqu'à la métaphase, les vacuoles étant toujours accompagnées des éléments en croissant, cependant moins réfringents et plus difficiles à distinguer. Cette dispersion se fait généralement de la manière suivante : le groupe « formations en

écaille + vacuoles » se divise en deux à la prophase, puis chaque nouveau groupe se range à l'un des pôles de la figure de division en disséminant cependant quelque peu ses éléments. Il n'est pas rare pourtant de trouver jusqu'à la métaphase le groupement primitif intact ou seulement fort peu dispersé, au côté de la figure de division et au niveau de l'équateur du fuseau. Ce n'est qu'à l'anaphase que la séparation en deux groupes se produit; de toutes façons, chaque cellule à la télophase reçoit son groupement caractéristique d'« écailles + vacuoles ».

Les spermatocytes II présentent une tendance manifeste à un ordonnancement particulier des éléments en écaille autour des vacuoles; celles-ci ont en effet diminué de nombre et augmenté de volume et se sont groupées au milieu d'un cadre formé par les éléments en écaille. Ces derniers forment donc le plus souvent un polygone plus ou moins fermé, sans perdre cependant leur individualité. Au stade spermatide cette disposition s'accroît : les éléments en écaille, à concavité externe maintenant, forment, en coupe optique, une sorte de quadrilatère plus ou moins régulier encadrant les éléments vacuolaires (Fig. XXXVI, 1). Il est curieux de constater que ces derniers sont fréquemment fusionnés en éléments plus gros qu'au stade précédent, à la surface desquels se produisent des précipités de rouge neutre. Souvent aussi, on ne trouve qu'une formation volumineuse, colorable *in toto* (Fig. XXXVI, 1, a) et diffusément, par le rouge neutre; parfois aussi, des précipités se forment au début de la coloration de cet élément mais on voit bientôt les précipités se dissoudre lentement en colorant diffusément et de façon homogène la formation en question qui paraît avoir une certaine consistance.

Dans les spermatides plus âgées, le complexe que nous venons de décrire et qui, à aucun moment, n'a pris contact avec le noyau, tend à s'éloigner de plus en plus de celui-ci, en même temps d'ailleurs que les mitochondries inutilisées dans la formation de la queue; de plus, il subit une véritable désagrégation, forme un ou plusieurs complexes d'éléments en écaille et de vacuoles de taille et de colorabilité variables. Finalement, une grande partie des éléments en écaille et les vacuoles, ainsi que les mitochondries résiduelles sont expulsées; il semble subsister cependant quelque temps dans la

spermie mûre au niveau de la pièce intermédiaire, quelques vestiges d'éléments en écaille qui donnent à cette portion un aspect tant soit peu plus réfringent.

II. — Techniques d'imprégnation métallique.

Dans les spermatocytes de premier ordre, les imprégnations à l'osmium, même ultra-rapides, mettent en évidence avec la plus grande facilité les éléments en écaille; ils correspondent *pro parte* à ce que certains auteurs ont désigné du nom de dictyosomes; leur morphologie et leur évolution sont en tous points comparables dans les pièces fixées à ce que l'on observe sur le vivant. Il s'agit d'éléments parfaitement individualisés, en croissant le plus souvent, parfois en S, présentant (fig. XXXIV, 2, l^1 , l^2 , l^3) une portion externe convexe chromophile (fig. XXXIV, 2, e) et une portion interne chromophobe (fig. XXXIV, 2, i); celle-ci peut prendre l'aspect d'une véritable vésicule logée dans la concavité de la première portion (même figure) chromophile; d'autres fois elle apparaît comme une ombre déchiquetée de cette dernière (fig. XXXIV; 2; l^3).

Des imprégnations plus poussées colorent en gris foncé toute la région occupée par les soi-disant dictyosomes; ces derniers n'en montrent pas moins leurs deux parties constitutives. Dans la zone diffuse qui leur est interposée on remarque le plus souvent (fig. XXXIV; 4) des trous ou des lacunes (v) claires correspondant manifestement par leur volume et leur disposition topographique aux vacuoles vues vitalemment. Après imprégnation très prolongée, il n'est pas rare d'observer que tout ou partie de ces vacuoles sont imprégnés concurremment aux éléments en « écaille ».

Enfin, très fréquemment, ces imprégnations décèlent un système de filaments grêles, spiralés ou contournés (fig. XXXIV; 3), enchevêtrés, vésiculisés par place (ve , ve') qui correspondent à une profonde altération des éléments en écaille, observable, nous l'avons vu, sur le frais. Bien que souvent anastomosés, ces éléments constituent plutôt une sorte de *peloton lâche* qu'un réseau à maille fermées. Il est à noter que les vésicules portées par ces filaments sont toujours situées sur leur bord externe convexe. En maintes occasions, il nous

a, de plus, été possible d'imprégner simultanément chondriome et éléments en écaille.

Les imprégnations argentiques qui ont été rejetées par maints auteurs sous prétexte qu'elles sont moins fidèles que les imprégnations osmiques nous ont au contraire fourni une ample moisson de renseignements sur la constitution de l'« idiozome ». Assez souvent,

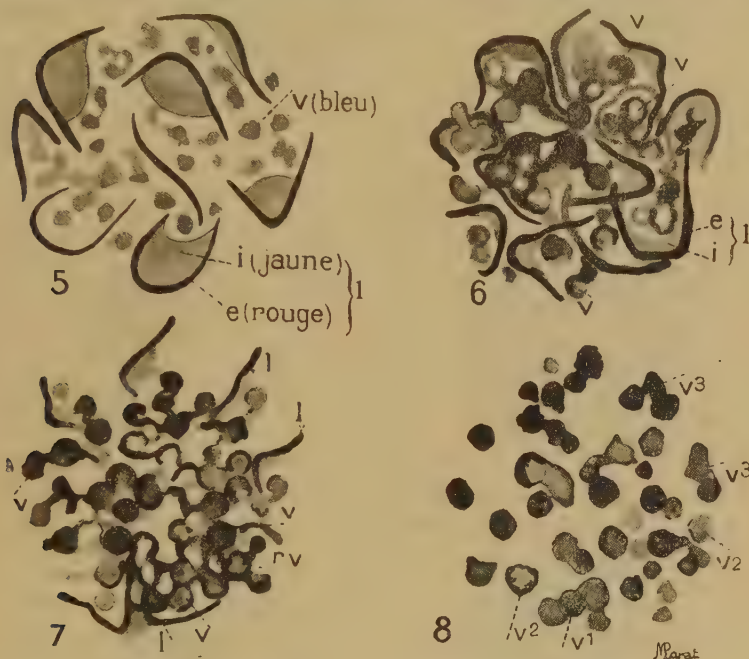


FIG. XXXV. — Idiozomes de spermatocytes d'*Helix pomatia* (suite).

- 5 Technique de Volkonsky; lépidosomes *l* avec leur portion externe *e* colorée en rouge et leur portion interne *i* colorée en jaune; entre les lépidosomes, les vacuoles *v* colorées en bleu.
- 6 Imprégnation argentique; prédominance des éléments en écaille ou lépidosomes *l* avec leurs 2 portions *i* et *e*; vacuoles *v* faiblement imprégnées.
- 7 Imprégnation argentique; prédominance des vacuoles *v* souvent fusionnées en un réseau à mailles fermées *r. v.*; *l*: quelques lépidosomes.
- 8 Imprégnation argentique élective des vacuoles, sous forme de corpuscules noircis partiellement: individualisés (*v2*) ou anastomosés (*v3*) ou totalement imprégnés (*v1*).

ce genre d'imprégnation apporte des figures parfaitement comparables à celles que donnent les méthodes osmiques: éléments en écaille imprégnés électivement ou avec accompagnement de mitochondries. Parfois aussi on obtient une image altérée analogue au *peloton lâche* décrit plus haut (fig. XXXIV; 3). Mais l'aspect le plus fréquent est celui de la figure XXXV, en 6 et 7. Dans l'un des

cas (en 6) l'imprégnation des éléments en écaille prédomine certes, mais entre ces éléments, il est facile d'observer avec leurs caractères de volume et de disposition topographique, les éléments du vacuome imprégnés en partie ou en totalité. Dans l'autre cas (en 7) l'imprégnation des écailles est tout à fait fragmentaire et pâle; les vacuoles sont au contraire électivement imprégnées, avec, naturellement, toutes les déformations auxquelles nous sommes habitués : fusion vacuolaire, rétraction, etc.... Ces déformations entraînent souvent la constitution d'un *réseau à mailles fermées* (r. v); plus la fixation aura été brutale et plus le réseau sera grossier, moins les images seront analysables, étant donné qu'aux déformations vacuolaires s'ajouteront celles des éléments en écaille. Les images les plus fines sont à coup sûr celles que donnent la technique de Golgi à l'acide arsénieux ou celle de Golgi-Veratti. Enfin, il arrive dans des cas malheureusement rares, d'observer l'imprégnation absolument élective (fig. XXXV, en 8) du vacuome sous forme d'éléments individualisés, comme sur le vivant, et plus ou moins fortement noircis (en 8, v^1 et v^2) ou tout au moins sous la forme un peu plus grossière (v^3) de deux ou trois éléments anastomosés.

Dans les spermatocytes de second ordre et dans les jeunes spermatides, les imprégnations osmiques donnent un résultat assez constant : l'imprégnation des éléments en écaille (fig. XXXVI 3 et 4) élective¹ ou associée à un noircissement confus du champ quadrilatère ou polygonal délimité par ces derniers. Il est dans ce cas assez difficile d'analyser cette région. Dans tous les cas, les écailles ont ici, comme sur le vivant, leur concavité tournée vers l'extérieur; autrement dit, leur partie chromophile (e) présente généralement sa convexité au « champ » idiozomique (fig. XXXVI; 3, e).

Comme pour les spermatocytes I, les imprégnations argentiques sont beaucoup plus fécondes en enseignements. Elles peuvent en effet déceler électivement les éléments en écaille en offrant des images analogues à celles des méthodes osmiques. Mais dans d'autres cas, les prétendus dictyosomes ne sont pas imprégnés et le champ idiozomique l'est au contraire, soit de façon légère (fig. XXXVI, en 5), soit de façon plus brutale (en 6). Dans le premier cas, seule

1. Sous réserve des mitochondries ordinaires qui peuvent elles aussi être imprégnées.

la formation ou les formations colorables avec plus ou moins d'intensité par le rouge neutre *in vivo* se trouvent démontrées par

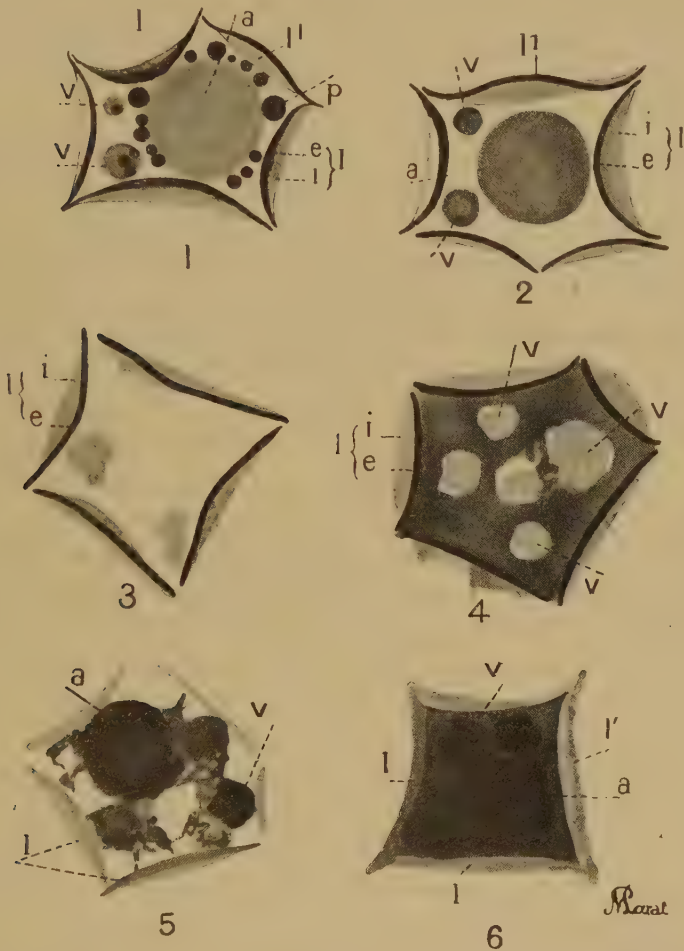


FIG. XXXVI. — Idiosome de spermatide jeune d'*Helix pomatia*. Demi-schématique.

- 1 Coloration vitale au Rouge Neutre; *l* : lépidosome avec ses deux portions; remarquer que le lépidosome est maintenant disposé en sens inverse par rapport à l'ensemble de la formation idiosomique : sa partie convexe regarde celle-ci alors qu'au stade spermatocyte c'était sa partie concave; *v* : vacuole; *a* : ébauche d'acrosome; *p* : précipités de colorant à la surface de l'acrosome; *l* : lépidosome orienté comme dans le spermatocyte.
- 2 Technique de Volkonsky; *l* : lépidosome avec ses 2 portions; *l*' : lépidosome orienté comme dans les spermatocytes; *v* : vacuole et *a* : acrosome, colorés en bleu.
- 3 Imprégnation osmique courte; lépidosomes *l* seuls colorés, avec leurs 2 portions, la portion *i* étant chromophile et la portion *e* chromophile.
- 4 Imprégnation osmique plus forte; même résultat avec la technique de Dietrich pour les lipoides. Le champ, délimité par les lépidosomes *l*, est riche en lipoides diffus au milieu desquels les vacuoles *v* sont réservées en clair.
- 5 Imprégnation argentique faible; les lépidosomes *l* sont à peine colorés; les éléments vacuolaires *v* ou l'ébauche acrosomienne *a* qui en dérive sont seuls imprégnés.
- 6 Imprégnation argentique forte; le champ idiosomique est lui-même noirci; les lépidosomes *l* et *l'* sont peu imprégnés.

l'argent et apparaissent comme des taches homogènes généralement circulaires, grises ou noirâtres (*v*) parmi lesquelles il est fréquent d'en distinguer une plus grande (*a*). Dans le deuxième cas, les « dictyosomes » n'étant toujours pas colorés, le champ idiozomique est gris foncé et les éléments vacuolaires (*v*) ou leurs dérivés (*a*) sont démontrés en noir.

Dans les spermatides plus âgées, la dissociation des éléments de l'idiozome groupés étroitement au stade précédent va en s'accroissant au fur et à mesure que la spermatide mûrit; les figures obtenues par les différentes techniques utilisées, sont, dans l'ensemble, assez voisines de celles que l'on observe dans les spermatocytes I. Les éléments vacuolaires et une partie des éléments en écaille disparaissent; il est possible que parmi ces derniers un petit nombre subsiste au niveau de la pièce intermédiaire.

III. — *Techniques mitochondriales et microchimiques.*

Dans les spermatogonies, l'observateur averti reconnaît l'existence, au milieu de chondriocontes bacilliformes, assez peu nombreux d'ailleurs, de bâtonnets, un tout petit peu plus longs et plus épais que les éléments mitochondriaux ordinaires; ils ne sont pas réunis dans une zone spéciale mais répartis sans ordre particulier au milieu des autres éléments du chondriome. Nous disons « les autres éléments du chondriome », car à part une légère différence pour ainsi dire quantitative, *le comportement de ces éléments est exactement vis-à-vis des colorants et des fixateurs celui des chondriosomes* et l'on trouve toutes les transitions entre eux et ces derniers.

De plus, dans des préparations où les éléments mitochondriaux se présentent, non comme des chondriocontes mais comme des grains parfois vésiculisés, il devient extrêmement difficile de distinguer les deux catégories d'éléments l'une de l'autre; la vésiculation *rend plus manifeste encore leur parenté*.

Dans les spermatocytes I, la différence morphologique progresse au cours de l'évolution de ces cellules, entre les deux espèces d'éléments; en même temps, leur répartition dans le cytoplasme tend vers une étroite spécialisation, ce qui accentue leur individualité propre. En effet, alors que le chondriome ordinaire, représenté

surtout par des chondriocentes, est réparti dans la plus grande partie du cytoplasme, il respecte une zone, au milieu de la portion la plus large de ce dernier, zone dans laquelle sont accumulés exclusivement des éléments que nous avons décrits *in vivo* comme des « éléments en écaille ». La technique de Volkonsky les met remarquablement en évidence en colorant la portion convexe (*chromophile* dans les imprégnations) en rouge et la portion interne (*chromophobe* dans les imprégnations) en jaune. (fig. XXXV, en 5).

Cette distinction est d'autant plus intéressante qu'elle se retrouve par la même technique *au niveau des mitochondries ordinaires vésiculisées*; ces dernières se présentent alors en effet, soit comme un anneau plus ou moins complet, rouge, englobant une portion centrale jaune, soit comme des croissants, des écailles rouges, auxquels sont étroitement appendues des vésicules jaunes. Ici encore, la vésiculisation rapproche ces deux catégories d'éléments.

Une des caractéristiques de cette région idiozomique traitée par la technique de Volkonsky est la présence, parmi les éléments en écaille, de taches irrégulières mais sensiblement sphériques, colorées en bleu (fig. XXXV; 5; *v*) dont la morphologie et la répartition ne peuvent laisser de doute : il s'agit des éléments vacuolaires dont le contenu *coagulé* a pris cette coloration élective.

Dans les spermatocytes âgés et dans les jeunes spermatides, les éléments en écaille affectent vis-à-vis du champ idiozomique cette disposition en quadrilatère ou en polygone que nous avons précédemment décrite, les bords convexes étant de préférence orientés vers ce champ. Dans ce dernier, la technique de Volkonsky décèle assez souvent en bleu une ou plusieurs formations généralement sphériques, correspondant à celles que l'on voit faiblement mais diffusément colorées par le rouge neutre *in vivo*, et à celles que nous avons imprégnées par l'argent à ce stade (fig. XXXVI, en 2; *a* et *v*).

Puis, dans les stades plus âgés, on assiste à la désagrégation du groupe idiozomique dont une grande partie des éléments est ultérieurement expulsée. Nous ne suivrons pas en détail ces processus qui ont été bien décrits par les auteurs, non plus que l'évolution des mitochondries qui est bien connue, toutes choses ne présentant pas un intérêt immédiat du point de vue qui nous occupe.

Nous avons, dans les descriptions qui précèdent, toujours admis que les techniques mitochondriales mettaient simultanément en évidence les mitochondries et les éléments « en écaille ». Et, de fait, dans la majorité des cas, il en est bien ainsi, les colorants utilisés se comportant sensiblement de la même façon au niveau des deux espèces d'éléments. Dans le centre de certaines pièces cependant, il arrive que les éléments en écaille soient difficilement mis en évidence par la technique de Volkonsky ou qu'ils prennent seulement une teinte verdâtre contrastant avec la belle teinte rouge des mitochondries ordinaires. A la périphérie de certaines autres pièces, on peut parfois remarquer le phénomène inverse, les éléments en écaille étant parfaitement colorés en rouge, les mitochondries étant seulement verdâtres. Nous nous sommes demandé si la durée de la chromisation ne provoquerait pas un phénomène analogue sur des pièces traitées par le bichromate plus ou moins longuement; si, en d'autres termes, on ne pouvait réaliser dans le temps ce qui se produisait dans l'espace. L'expérience confirma parfaitement l'hypothèse; une même glande hermaphrodite fut coupée en trois fragments, après fixation par le liquide de Helly (4 heures). L'un des fragments fut postchromé pendant six heures dans du bichromate à saturation dans l'étuve à 37 degrés, un autre subit une postchromisation de douze heures et un troisième resta quarante-huit heures dans le bichromate. Les trois pièces furent colorées par la technique de Volkonsky. Les résultats peuvent être résumés dans le tableau suivant :

	éléments en écaille	chondriome ordinaire
six heures	—	+
douze heures	+	+
quarante-huit heures	+	—

et dans cette conclusion : les postchromisations faibles ne permettent pas ou permettent mal la coloration des éléments en écaille; les postchromisations fortes rendent les chondriosomes ordinaires incolores; les postchromisations moyennes permettent la coloration simultanée des deux catégories d'éléments. Il est donc bien probable que c'est à la surchromisation ou au contraire à une insuffisance de chromisation que l'on doit, à la périphérie ou

dans la profondeur des pièces, le phénomène que nous avons décrit plus haut.

Les techniques de détection des lipoides devaient d'ailleurs nous permettre de préciser les causes du phénomène. En effet, les réactions de Dietrich et de Ciaccio mettent en évidence de façon parfaite les éléments du chondriome, mais la réaction est encore *beaucoup plus intense au niveau des éléments en écaille*, tout au moins en ce qui concerne leur partie convexe (fig. XXXIV; 4, e).

Ces résultats nous font comprendre pourquoi une postchromisation courte ne permet pas de colorer les éléments en écaille : c'est que les lipoides qui les constituent en partie n'ont pas été suffisamment insolubilisés et mordancés par le réactif. On peut au contraire, dans ce cas, colorer le chondriome ordinaire parce que ce dernier, moins riche en lipoides, est plus facilement, plus rapidement et plus profondément insolubilisé et mordancé par le bichromate. Lorsque l'on prolonge la postchromisation, on peut arriver à un moment optimum où les deux catégories d'éléments sont rendues colorables par les colorants d'aniline. Enfin, un traitement prolongé par le bichromate « surchrome » les chondriosomes ordinaires qui deviennent incolores alors que les éléments en écaille supportent cette « surchromisation » : ils ne perdent leur colorabilité qu'après un traitement plus long encore par le réactif.

Cette richesse en lipoides explique donc aussi la facilité avec laquelle les éléments en écaille s'imprègnent par l'osmium, plus vite et plus intensément que le chondriome ordinaire.

L'on doit d'ailleurs remarquer que cette plus grande richesse en lipoides est surtout accentuée dans les spermatocytes assez évolués et dans tous les stades ultérieurs, naturellement. Mais dans les stades antérieurs, elle est beaucoup moins forte et, de même qu'on peut trouver avec les techniques mitochondriales dans les spermatogonies par exemple, tous les intermédiaires entre chondriome ordinaire et éléments en écaille, de même on peut à l'aide des techniques lipoidiques trouver les mêmes stades de transition au point de vue richesse en lipoides.

Ce n'est aussi que dans les spermatocytes assez évolués que l'on peut remarquer entre les éléments en écaille une accumulation assez intense de lipoides diffus (fig. XXXIV, 4). Au milieu de la tache

ainsi produite au niveau de l'idiozome, se trouvent disséminées des lacunes (fig. XXXIV, 4, *v*) dont la disposition ne peut laisser de doute sur leur identité : il s'agit évidemment des éléments du vacuome qui apparaissent ainsi réservés en clair. Dans les stades antérieurs, il est difficile de distinguer ces vacuoles au milieu des chondriosomes ordinaires et des éléments en écaille en voie de différenciation; quand, par hasard, il est possible d'en observer, on constate aussi à leur contact une légère condensation lipoïdique.

Notons de plus qu'au cours des divisions cellulaires, il nous a paru que les réactions lipoïdiques étaient beaucoup moins intenses au niveau des éléments en écaille.

Nous avons cherché alors à déterminer quelle pouvait être la composition chimique des éléments en écaille, dans l'espoir de découvrir un constituant spécifique, susceptible de nous fournir un critérium absolument distinctif entre le chondriome ordinaire et ces éléments.

Tout d'abord, quels sont les lipoïdes entrant dans la constitution des deux catégories de formations, et donnant les deux réactions de Dietrich et de Ciaccio? On sait que **Ciaccio** pensait avec sa réaction mettre en évidence les lécithines, mais que plusieurs auteurs ont démontré l'extension des indications de cette réaction à d'autres corps gras; quant à la réaction de Dietrich, elle indiquerait d'après son auteur, la présence de mélanges de cholestérol et d'acides gras ou d'éthers de la cholestérine, mais **Kauffmann** et **Lehmann** ont montré que la réaction positive ne pouvait être obtenue qu'en présence de lécithine. Nous avons tout d'abord recherché la cholestérine par le réactif de Caminade modifié; en l'absence d'un résultat positif, nous avons tenté la même réaction après saponification par l'éthylate de soude; le résultat fut également négatif tant au niveau du chondriome ordinaire qu'au niveau des éléments en écaille : il ne s'agit donc vraisemblablement pas de cholestérol ou d'éthers de la cholestérine.

Le réactif de Casanova pour les lécithines donne, dès son application, une teinte rose extrêmement fugace, plus intense dans la région de l'idiozome; puis la teinte vire au bleu et décèle à la fois le chondriome ordinaire et les éléments en écaille, mais ceux-ci apparaissent avec une intensité beaucoup plus considérable; il

existe de plus, entre eux, une légère teinte diffuse. Seconde réaction de probabilité en faveur d'une lécithine.

Le réactif à l'iodure de fer, les vapeurs d'iode ou le Lugol donnent une réaction faible sur le chondriome ordinaire, plus forte sur les éléments en écaille, qui s'intensifie au niveau du chondriome et encore plus sur les éléments en écaille, après une courte hydrolyse; en même temps, une teinte diffuse apparaît entre ces derniers. Troisième réaction de probabilité en faveur de la lécithine.

En outre, la réaction de Mac Callum pour le phosphore se montre positive, tant au niveau du chondriome que sur les éléments en écaille. Quelles que soient les critiques adressées à cette technique, on ne peut qu'enregistrer sa réussite, là où d'autres réactions donnent à penser qu'il s'agit effectivement d'un phosphatide.

En résumé, les techniques de détection de la lécithine s'accordent pour démontrer que ce lipoïde existe au niveau du chondriome ordinaire et au niveau de l'idiozome mais qu'il est tout particulièrement accumulé sur les éléments en écaille.

Nous avons enfin pratiqué un certain nombre de réactions des albuminoïdes : Millon, Krasser, ninhydrine, qui furent positives sur les deux catégories d'éléments.

Pour conclure, nous dirons que les réactions microchimiques n'indiquent aucune différence qualitative entre les chondriosomes ordinaires et les éléments en écaille; on met seulement en évidence par ces réactions une *différence quantitative*.

Examinons maintenant le cas d'un Vertébré, *Discoglossus pictus* Otth, dont nous étudierons seulement le spermatocyte, M^{lle} **Gambier** devant apporter des renseignements précis sur l'évolution des constituants cellulaires au cours de la spermatogénèse et de la spermiogénèse de cet animal. En conséquence, nous nous bornerons ici à l'étude du spermatocyte pachytène.

SPERMATOCYTE PACHYTÈNE DU DISCOGLOSSÉ.

I. — *Observations vitales.*

Ces cellules montrent dès l'abord une accumulation intense d'éléments réfringents, localisés dans la partie la plus large du cyto-

plasme et occupant une grande partie de cette zone. Parmi ces éléments, il est facile de distinguer des mitochondries ordinaires, en tout semblables aux autres mitochondries réparties dans le reste du cytoplasme; il s'agit de bâtonnets plus ou moins longs, quelquefois légèrement arqués ou flexueux. En outre, on remarque la présence d'éléments plus longs, un peu plus réfringents, plus contournés aussi, concaves fort souvent, avec leur concavité dirigée vers le centre de la zone en question. Ces quelques caractères, bien que moins nets que ceux des éléments en écaille des spermatocytes de l'*Helix*, imposent de suite le rapprochement entre ces derniers et les éléments que nous venons de décrire chez *Discoglossus*; aussi continuerons-nous à désigner ceux-ci par cette appellation provisoire d'« éléments en écaille ». Dans tous les cas, éléments mitochondriaux ordinaires et éléments en écaille manifestent une tendance nette à s'accumuler dans cette zone spéciale du cytoplasme qui est évidemment l'idiozome : le mouvement de convergence des mitochondries est des plus nets, elles affectent même dans l'ensemble une disposition radiaire, mais elles ne semblent pas pénétrer profondément dans l'idiozome; au contraire, les éléments en écaille paraissent se frayer un chemin jusqu'au milieu de ce dernier. Le vert Janus met en évidence tous ces éléments, les éléments en écaille mettant peut-être un temps un peu plus long à se colorer.

Le rouge neutre décèle la présence en cette zone, entre les éléments en écaille, d'un certain nombre de vacuoles de tailles diverses, le plus souvent uniformément colorées, mais d'une façon assez pâle; une surcoloration amène, comme c'est la règle, la production de précipités au sein de ces vacuoles mais seulement au bout d'un laps de temps assez long, donnant l'impression que l'on a affaire à des éléments plutôt condensés, et relativement peu fluides. La surcoloration entraîne également la production de vacuoles en dehors de la zone idiozomique mais il s'agit évidemment de vacuoles artificielles.

Parmi les vacuoles normales, il en est souvent une ou deux qui se montrent d'une taille plus considérable; elles paraissent en outre plus faiblement colorées et semblent posséder un contenu encore plus condensé que leurs congénères.

II. — *Techniques mitochondriales et microchimiques.*

Ces techniques permettent d'observer dans la région de l'idiozome un groupement exactement semblable à celui que l'on remarque sur le vivant. On distingue, dans ce groupement, de nombreuses mitochondries qui se présentent sous la forme de chondriocontes assez courts, souvent arqués ou flexueux et qui affectent une disposition radiaire par rapport à l'idiozome autour duquel ils sont accumulés en grand nombre. De là, les éléments du chondriome divergent dans le reste du cytoplasme. La figure 1, pl. V bien que dessinée d'après une préparation au Dietrich, correspond exactement à cette description; on voit les éléments du chondriome en *mi*. Parmi ces chondriosomes ordinaires existent des filaments un peu plus épais, mais surtout plus longs et plus arqués, affectant en outre une disposition tant soit peu différente, qui correspondent aux éléments en écaille (fig. 1, pl. V; *l*). Pour comprendre cette disposition, il est nécessaire de faire remarquer que l'idiozome est occupé par un certain nombre de corpuscules qui se montrent, par la coloration de Volkonsky, *teints en bleu* et qui sont colorables en vert par la technique de Prenant; il ne peut faire de doute qu'il s'agit du contenu des éléments vacuolaires observés sur le vivant dans cette zone; d'ailleurs, souvent, ce contenu apparaît insuffisamment fixé, sous forme de lacunes claires, de vésicules ou de vacuoles vides (*va*). Or, c'est entre ces éléments vacuolaires, colorés ou non, que serpentent les éléments en écaille; alors que les chondriosomes ordinaires convergent vers le groupement vacuolaire, les éléments en écaille lui forment comme un manteau protecteur en embrassant dans leur concavité, perpendiculairement aux chondriocontes ordinaires, une, deux, ou plusieurs vacuoles. Cette disposition n'empêche pas d'ailleurs entièrement la pénétration de quelques chondriosomes ordinaires entre ces dernières, et les éléments en écaille ne sont pas, d'autre part, tous disposés parallèlement à la surface du groupement vacuolaire; ils peuvent s'orienter radiairement entre les vacuoles et s'insinuer ainsi jusqu'au milieu du groupe constitué par celles-ci.

A part ces différences de forme et d'orientation, le comportement

des chondriosomes ordinaires et des éléments en écaille vis-à-vis des colorants est exactement comparable. Il est même des préparations dans lesquelles, par suite d'une légère vésiculation des uns et des autres, il est parfaitement impossible de les identifier séparément.

Les techniques lipoïdiques ne permettent pas non plus de séparer l'une de l'autre, par un fossé profond, les deux variétés d'éléments : les éléments en écaille paraissent simplement un tout petit peu plus riches en lipoïdes que les chondriosomes ordinaires (fig. 1, pl. V; *l* et *mi*). Les vacuoles apparaissent généralement en clair (*va*) et l'on voit parfaitement, comme dans les préparations mitochondriales, les relations intimes que présentent avec elles les éléments en écaille. Il est à remarquer en outre que toute la zone à vacuoles est manifestement beaucoup plus riche en lipoïdes diffus que le reste du cytoplasme.

Lorsqu'un démasquage a eu lieu, la région de l'idiozome présente des aspects étranges, dus en partie à l'altération des lipoïdes diffus qui ont tendance à se concréter en grains et en boules, et en partie à une vésiculation ou à certaines altérations spéciales des éléments en écaille (fig. 5, pl. V). Ceux-ci peuvent en effet avoir subi une vésiculation terminale (*l*²) ou latérale (*ves*); les vésicules peuvent être nombreuses sur un même élément (*l*³) et atteindre parfois une taille considérable. D'autres fois, ils peuvent présenter l'aspect de véritables canalicules à parois épaissies (*l*⁴) et à centre plus ou moins clair et comme fissuré. Au milieu de toutes ces figures artificielles, on retrouve souvent les vacuoles (*va*) plus ou moins conservées.

III. — Techniques d'imprégnation métallique.

Les techniques d'imprégnation à l'osmium fournissent plusieurs catégories de résultats. La figure 2, pl. V montre celui que donnent généralement les osmications faibles : les mitochondries, souvent granuleuses, sont plus ou moins noircies (*mi*), les éléments en écaille sont mis en évidence de façon nette. On reconnaît aisément (*l*) leur aspect plutôt sinueux et leur disposition générale autour de l'idiozome; on remarque aussi que leur concavité *maxima*

est le plus souvent orientée vers le centre de ce dernier et qu'elle embrasse des vacuoles claires qui ne sont pas autre chose que les représentants du vacuome (*va*). On trouve également parmi ces derniers, au centre de l'idiozome, des éléments en écaille qui leur sont plus ou moins étroitement accolés. Il n'est pas rare d'observer que l'imprégnation noircit toute la zone idiozomique plus fortement que le reste du cytoplasme; il est à remarquer aussi que les chondriosomes ordinaires qui sont très souvent imprégnés, le sont de préférence et de façon plus intense au voisinage de l'idiozome. Au reste, il arrive que les deux catégories d'éléments soient simultanément imprégnées dans toute l'étendue du cytoplasme.

Les osmications fortes peuvent montrer en place les éléments en écaille, mais elles décèlent de façon particulièrement intense, au contact de ces derniers, dans leur concavité, à la surface ou dans la profondeur de l'idiozome, non plus cette fois des éléments du vacuome clairs, mais des corps sphériques plus ou moins réguliers, plus ou moins volumineux et parfaitement imprégnés (fig. 3, pl. V; *va*); le noircissement peut être total ou partiel, le centre de l'élément restant, dans ce dernier cas, clair ou grisâtre; la périphérie offrant au contraire l'image d'un cercle ou d'un croissant plus sombre. Maintes fois, les corps que nous venons de décrire sont seuls imprégnés, le vacuome ayant donc pris à son compte toute l'imprégnation et les éléments en écaille en étant au contraire totalement dépourvus.

Les trois types d'imprégnation peuvent d'ailleurs parfaitement coexister dans une même préparation et quelquefois dans un même cyste.

Les techniques d'imprégnation à l'argent fournissent en moyenne des résultats moins beaux que les précédentes, car souvent toute la région de l'idiozome est imprégnée en bloc sans qu'il soit possible d'y rien analyser. Parfois cependant, dans les cas où la fixation a été plus favorable, il est possible de rencontrer les éléments en écaille seuls imprégnés, les vacuoles restant en clair; d'autres fois au contraire, les premiers ne sont pas mis en évidence, alors que les éléments du vacuome sont électivement imprégnés. Lorsque l'on a affaire à de telles préparations, il est intéressant d'analyser les images obtenues : on trouve les éléments du vacuome plus déformés

que par les techniques osmiques, plus irréguliers et souvent anastomosés; comme avec l'osmium, l'imprégnation peut avoir été totale ou seulement partielle. Dans la majorité des cas, ces vacuoles présentent une périphérie plus foncée et un centre clair; lorsque les vacuoles sont anastomosées en un boyau épais, ce boyau peut être noirci entièrement ou présenter lui aussi une partie périphérique imprégnée et une partie centrale plus claire. Il est manifeste que les vacuoles imprégnées correspondent aux éléments colorés en bleu par la technique de Volkonsky et en vert par la technique de Prenant; on sait qu'entre les vacuoles existent, sur le frais et sur les préparations mitochondriales, les éléments en écaille. Or, dans ce cas, il est rare de rencontrer ceux-ci; quelquefois, néanmoins, on en observe quelques fragments (fig. 4, pl. V) mais ces fragments sont toujours altérés et l'on peut voir nettement que leur altération aboutit à la formation de canalicules clairs (*ca*) disposés entre les vacuoles.

Enfin, tant dans les imprégnations osmiques que dans les imprégnations argentiques, il arrive que l'on obtienne des images analogues à celles que nous avons décrites précédemment et que nous avons imputées à un démasquage lipoïdique (au sens de **Ciaccio**). Comme dans ce cas précédemment décrit (p. 245) en effet, on trouve des éléments en écaille vésiculisés ou canaliculés et aussi des mitochondries ordinaires altérées. L'on conçoit d'ailleurs aisément qu'à un degré plus profond d'altération corresponde l'image de canalicule clair que nous venons de signaler dans le passage précédent (comparer à ce sujet dans la planche V les figures 4 et 5).

Dans tous les cas, la superposition de ces images et de celles que fournissent les techniques de démasquage lipoïdique est indéniable : l'appareil, ou soi-disant tel, se présente (fig. 5, pl. V) avec tous les caractères (vésicules latérales, terminales, canalicules, etc.) d'un produit d'altération des éléments en écaille. Cet artefact est surtout fréquent après une imprégnation prolongée par l'acide osmique ou encore lorsque l'on examine les parties les plus périphériques de certaines imprégnations normales; il est plus rare avec les techniques argentiques qui ont plutôt tendance à noircir *in toto* toute la zone idiozomique sans qu'il soit possible de distinguer les détails de cette figure d'altération.

Et maintenant, que conclure de cette étude de l'*Helix* et de *Disco-glossus*? Nous avons vu, au cours de l'évolution des cellules sexuelles mâles de l'Escargot, se différencier au milieu des chondriosomes ordinaires des éléments qui ont peu à peu accru leur individualité tout en conservant des caractères communs avec ces derniers; nous avons vu peu à peu ces éléments devenir plus volumineux, plus résistants, plus riches en lipoides et sans doute aussi en protéiques, plus imprégnables par l'argent et l'osmium, plus réducteurs aussi *in vivo*. Ces éléments, tout d'abord épars dans le cytoplasme, ont bientôt fait bande à part et se sont réunis dans une région spéciale de la cellule, ce qui paraît accroître encore leur individualité. Mais en réalité, toutes les réactions qu'ils présentent, le chondriome ordinaire ne les présente-t-il pas? N'est-ce pas plutôt dans l'intensité de leur réponse aux réactions que gît la distinction entre ces deux catégories d'éléments? En d'autres termes, n'est-ce pas plutôt par la *quantité* que par la *qualité* qu'ils diffèrent? N'existe-t-il pas entre eux la relation qui existe entre un acromégale ou un géant, et un échantillon moyen de même race? Or, nous l'avons vu, certains auteurs, se basant d'une part sur ce caractère morphologique de gigantisme, et d'autre part sur la soi-disant spécificité des techniques d'imprégnation métallique, n'ont pas hésité à ranger parmi les « appareils de Golgi » ces corps singuliers. Présentent-ils les caractéristiques des autres appareils, à savoir l'extrême fragilité qui a laissé dans l'ombre leur existence, jusqu'au jour où **Golgi** les a décelés par une technique dont le caractère primordial est d'être capricieuse au plus haut chef? Non, puisque leur résistance leur a valu d'être décrits par **v. La Valette Saint-George** dès 1874, puisqu'une simple fixation au Flemming sans acide acétique et une coloration à l'hématoxyline au fer (**Gatenby**) suffisent à les mettre en valeur, puisque l'action de l'acide osmique prolongée pendant quelques jours (**A. Prenant**) les noircit parfaitement, puisqu'enfin on les observe sans difficulté sur le vivant alors que les cellules les plus favorables à l'examen vital n'ont jamais montré rien de tel aux observateurs les plus sagaces (**Kite et Chambers**,

Peterfi et Olivo, les Lewis, G. Levi, Strangeways et Canti, etc.). Aussi, ne pouvons-nous que confirmer dans l'ensemble, tout en faisant certaines réserves particulières que nous exposerons plus loin, les vues de **Fauré-Fremiet** : les soi-disant dictyosomes ou éléments de l'appareil de Golgi des cellules sexuelles mâles de l'Escargot sont des choses bien connues depuis longtemps sous le nom de *Nebenkern*, de filaments de *Platner*, de pseudochromosomes, etc. **Gatenby**, au moment où il ignorait encore dans ses publications l'appareil de Golgi, les avait appelés chondrioplastes pour illustrer leur ressemblance avec le chondriome, et **Weigl** est lui aussi obligé de reconnaître cette ressemblance et la filiation avec ce dernier. Nos recherches sur le Discoglosse ont confirmé l'opinion acquise sur l'Escargot en montrant l'existence d'éléments en écaille moins hypertrophiés que ceux d'*Helix* et plus près encore que ces derniers, par leurs caractères morphologiques et leurs affinités tinctoriales, des chondriosomes ordinaires. D'ailleurs, Mlle **Gambier** a pu observer dans les spermatogonies du Discoglosse la croissance et la différenciation de ces éléments en écaille aux dépens de bâtonnets intimement mêlés aux chondriosomes ordinaires, et tellement semblables à ces derniers que la distinction est, au début, quasi impossible. D'autre part, les résultats que notre collaboratrice a obtenus, soit seule, soit avec nous, (1926) sur le Cobaye n'ont pu que raffermir encore notre opinion; la filiation et la constitution chimique de ces corps ne peuvent laisser de doute sur leur véritable nature : il s'agit de *chondriosomes hypertrophiés*. En raison de leurs caractères spéciaux et de l'opposition même de ces caractères à ceux que l'on a coutume d'accorder à l'appareil de Golgi, ils n'ont à notre avis aucun droit à l'appellation de « corps de Golgi »; ce sont donc de *faux dictyosomes*.

Corti (1924) a déjà, lui aussi, après **Fauré-Fremiet**, refusé à ces éléments la qualification d'appareil de Golgi, mais contrairement à ce dernier auteur il n'admet pas qu'il s'agisse de formations de nature mitochondriale. **Champy**, au contraire, au cours de ses importantes recherches sur la spermatogénèse des Batraciens (1913 a) reconnaît (p. 151 de son mémoire) que dans les spermatoctes, les « chondriocontes se groupent assez vaguement autour de la sphère souvent en une double enveloppe... » et pense que « les

plus internes, appliqués directement contre la sphère, correspondent aux centralkapseln que l'on a décrits ».

L'ensemble de ces arguments nous a incité à désigner ces éléments du nom de *lépichondriosomes* ou plus simplement de *lépidosomes* (de λεπὶς, λεπιδος écaille) afin de manifester par ce terme qu'ils ont acquis une morphologie et une disposition spéciales autour de l'idiozome, sans avoir perdu pour cela les caractères majeurs d'éléments mitochondriaux. En ce qui concerne leur disposition, il est à remarquer que, s'ils forment une sorte d'enveloppe autour de l'idiozome, cette enveloppe est loin d'être continue, chaque élément restant nettement individualisé et pouvant s'orienter obliquement ou radiairement à la surface de l'idiozome, pénétrer même au sein de ce dernier. L'on a noté en outre précédemment que souvent ces lépidosomes présentent un aspect rappelant de très près celui de chondriosomes à demi vésiculisés. Cet aspect est particulièrement net chez *Helix*, où la technique de Volkonsky s'avère comme extrêmement précieuse : la partie externe du lépidosome, le soi-disant dictyosome des auteurs est fortement fuchsinophile (fig. XXXV, en 5), la vésicule logée dans sa concavité étant au contraire colorée en orange ou en jaune pâle. Cette vésicule fait cependant partie intégrante du lépidosome au même titre que la portion centrale ou marginale également chromophobe d'un chondrioconte fixé après une légère altération. **Bowen** (1926 e) en a d'ailleurs judicieusement fait la remarque. Cette partie chromophobe qui, d'après la terminologie de **Gatenby**, de **Bowen**, etc... devrait s'appeler « archoplasme », puisqu'elle est intimement accolée au soi-disant dictyosome, ne mérite pour nous aucun nom spécial sinon celui de portion chromophobe du lépidosome, mais nous nous étonnons qu'elle n'ait pas reçu des mêmes auteurs ce nom d'*archoplasme* qui a été concédé par eux... à la substance idiozomique. Ce n'est pas une des moindres contradictions que l'on rencontre dans la littérature de l'appareil de Golgi.

Quelle est la constitution de cet idiozome? C'est une zone essentiellement caractérisée par la présence parfaitement localisée des éléments du *vacuome* et par la condensation de lipoïdes diffus autour de chaque vacuole et autour de l'ensemble du vacuome. Ces vacuoles, colorables *in vivo* par le rouge neutre sont visibles sur les pièces exceptionnellement bien fixées; elles correspondent aux *Bläschen*

de **Meves**, aux *archoplasmic vesicles* de **Moore**, aux *archoplasmic vacuoles* de **Gatenby et Woodger**. Elles apparaissent comme des vésicules plus ou moins régulièrement sphériques, vides ou remplies d'un coagulum de réaction souvent mucoïde. C'est à cette propriété de leur contenu qu'on doit de pouvoir les observer chez le *Disco-glosse* dès le stade spermatogonie; **Champy** a pu ainsi les colorer en vert par la technique de Prenant et observer leur évolution au cours de la spermatogénèse. Elles renferment souvent à partir d'un certain stade un grain de sécrétion visible sur le vivant à cause de sa réfringence (ce sont donc des *vacuoles rhagiocrines*) et observable sur pièces fixées (*archosomes* de **Moore**, *idiogranulomes* de **Papanicolau et Stockard**, *proacrosomic granules* de **Gatenby et Woodger**). Le grain en question apparaît donc sur les pièces fixées entouré d'une aréole claire (*idiogranulothèque* de **Papanicolau et Stockard**). Ces éléments sont délicats et difficiles à conserver dans leur intégrité; ils sont, nous l'avons vu, imprégnables par l'osmium et l'argent; mais l'imprégnation ne réussit pas toujours, elle est même souvent assez difficile à obtenir. Lorsqu'elle a donné un résultat satisfaisant, on constate que les vacuoles sont noircies totalement ou partiellement sous forme de corps isolés, parfois anastomosés et présentant généralement une portion périphérique foncée et un centre clair; c'est là l'aspect classique de corps de Golgi, de « dictyosomes » munis de leur « archoplasme ». Aussi n'avons-nous aucune hésitation à reconnaître en ces éléments du vacuome les vrais éléments de l'appareil de Golgi, les *vrais dictyosomes* méconnus par les auteurs. Cette conception va à l'encontre de la conception classique, elle est en opposition formelle avec celle de **Gatenby**, de **Bowen**, etc..., mais ces auteurs devront reconnaître que notre appareil de Golgi présente des caractères de fragilité, de difficulté d'imprégnation, de colorabilité qui sont singulièrement plus suggestifs et plus voisins des caractères de l'appareil de Golgi en général que ceux de leurs soi-disant dictyosomes, visibles avec à peu près n'importe quelle technique. Au reste, il nous paraît intéressant d'en revenir aux recherches fondamentales de **Perroncito** et de confronter ses figures et ses descriptions avec celles de ses successeurs. Une telle confrontation ne peut manquer de faire ressortir la beauté des figures de **Perroncito** et surtout la complexité des appareils qu'il décrit :

tous les idiozomes qu'il a représentés possèdent environ deux à trois fois plus d'éléments que les idiozomes décrits par ses successeurs; il rencontre souvent un réseau régulier à mailles fermées que **Gatenby** a, nous l'avons vu, considéré comme un artefact. Examinons avec soin les divers éléments qui composent les idiozomes de **Perroncito**. Nous trouvons par exemple dans son schéma (reproduit dans notre fig. XXXVII, en 1 et 2) deux catégories de formations réunies par lui sous la dénomination commune de *dictyosomes* et qui pour nous sont cependant essentiellement différentes : ce sont d'une part des corps arqués, qui sont indiscutablement des *lépidosomes* (*d*), et d'autre part des anneaux (*d'*) répartis entre les *lépidosomes*. Ce schéma répond parfaitement et scrupuleusement à la réalité, comme il appert de l'examen des figures originales de l'auteur. Une des cellules de sa figure 21, planche 1, et reproduite dans notre schéma (fig. XXXVII, en 6) est absolument caractéristique à cet égard : on voit les corps en anneau (*d'*) disséminés entre les corps bacilliformes ou arqués (*d*) qui représentent nos *lépidosomes*. Il en est de même pour la figure 39 de sa planche 2 où certains corps en anneau sont imprégnés *in toto* en noir (fig. XXXVII; en 3, 4 et 5); il en est de même pour la plupart de ses figures où nous retrouvons constamment ces deux catégories d'éléments; dans l'une d'elles, cependant, il semble bien qu'une de ces catégories ait disparu (fig. 24; planche 2) pour faire place à une seule espèce de corps assez grossiers, imprégnés partiellement ou totalement, qui ne paraissent pas être des *lépidosomes* et semblent plutôt représenter des éléments en anneau, plus ou moins fusionnés entre eux. L'imprégnation élective de ces éléments en anneau ne fait point de doute dans la figure 64, planche 3, schématisée dans notre figure XXXVII, en 7 non plus que dans une des cellules de la figure 69, pl. 3.

Or, ces différentes images si remarquablement observées par **Perroncito** dès 1908 ont été littéralement négligées par les cytologistes qui se sont après lui consacrés à l'étude des cellules sexuelles mâles, et l'examen le plus minutieux de leurs publications et de leurs illustrations prouve que, contrairement à **Perroncito**, ils n'ont imprégné qu'une partie seulement des constituants de l'idiozome. Et cela, parce que confiants en une seule méthode d'impré-

gnation, découragés par les résultats inconstants des techniques argentiques, ils ont généralement négligé ces techniques, en particulier celle de Golgi, dont s'est servi, entre autres, **Perroncito**, pour donner toute leur faveur à celle plus simple de Prenant-Kopsch qui, en peu de jours, trop peu de jours¹ imprègne à coup sûr... les lépidosomes. On a vu que certains de ces auteurs se sont même contentés d'user de l'hématoxyline au fer après fixation au Flemming. Singulier appareil de Golgi que cet appareil qui s'offre aussi facilement au cytologiste alors que partout ailleurs, dans les cellules somatiques en particulier, il a coutume de se dérober à leurs investigations. D'ailleurs, si les imprégnations de **Perroncito** sont infiniment supérieures à toutes autres, il n'en est pas moins vrai que lui-même, utilisant la technique de Kopsch, a obtenu des résultats inégaux, témoin la figure 21, pl. 1, de son mémoire où, à côté d'une cellule renfermant à la fois des éléments en anneau et des lépidosomes, on trouve deux cellules qui ne renferment que des lépidosomes.

Et que sont alors ces éléments en anneau, découverts par **Perroncito**, mais confondus par lui avec les lépidosomes sous la dénomination commune de dictyosomes et ignorés des auteurs. Une simple comparaison de nos descriptions et de nos figures avec les siennes est susceptible de fournir une réponse absolument catégorique : ces éléments sont des *vacuoles*. Tantôt imprégnées partiellement (confronter notre figure XXXV, en 6, avec celles de **Perroncito**), tantôt noircies *in toto* et de façon parfaitement élective (comparer notre figure XXXV en 8 avec les figures 64, 69 de **Perroncito**), tantôt individualisées comme dans ces dernières figures, tantôt anastomosées par petits groupes (figure 24 de **Perroncito** et notre fig. XXXV, en 8; v³), elles répondent par tous leurs caractères à la définition des corps de Golgi : elles seules méritent le nom de *vrais dictyosomes*. Et l'on conçoit parfaitement l'étonnement de **Fauré-Fremiet**, qui, ne connaissant pas le vacuome et ne pouvant pas en deviner l'existence à la simple inspection des dessins de **Perroncito**, y rencontrant au contraire des éléments fort connus depuis longtemps sous le nom de Neben-

1. Nous disons « trop peu de jours » car il est bien entendu que cette technique poussée à fond est parfaitement capable de déceler les deux catégories d'éléments.

kern, pseudo-chromosomes, archiplasma schleife, centralkapseln, filaments de Platner, etc... (nos lépidosomes) protestait vivement contre la création par **Perroncito** du nouveau terme de dictyosomes, et contre l'assimilation de ces corps à l'appareil de Golgi. La protestation de **Fauré-Fremiet** était parfaitement justifiée à notre avis en ce qui concerne les lépidosomes, elle est encore plus

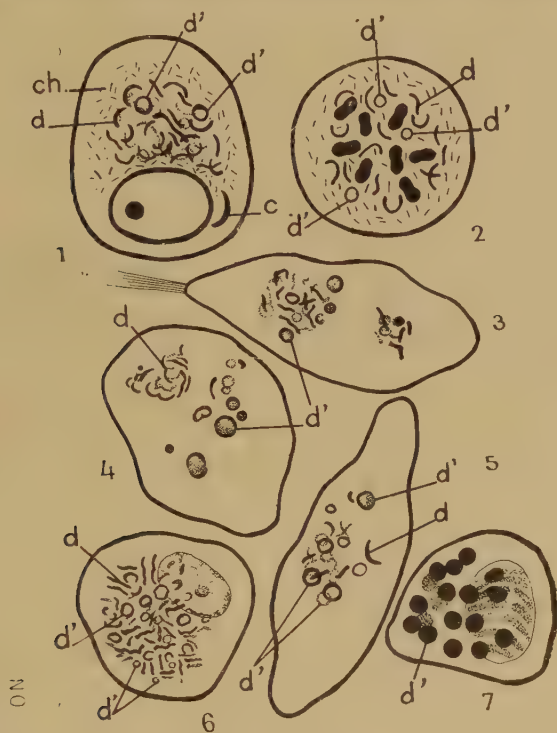


FIG. XXXVII. — Quelques figures de **Perroncito**, légèrement schématisées (reproduites en photogravure).

1 Figure 2 du texte de **Perroncito**;

2 Figure 5 du texte de **Perroncito**;

3, 4 et 5 Trois éléments de la figure 39; pl. 2 de **Perroncito**;

6 Un élément de la figure 21; pl. 1 de **Perroncito**;

7 Un élément de la figure 64; pl. 3 de **Perroncito**.

Dans toutes ces figures, nous avons affecté aux éléments qui nous paraissent être des lépidosomes le signe *d* et à ceux qui correspondent, à notre avis, à des vacuoles le signe *d'*;
ch : mitochondries; *c* : centrosome.

valable aujourd'hui, alors que de nombreux auteurs se sont attachés à étudier ces faux dictyosomes, et *uniquement eux*, sous l'appellation erronée d'appareil de Golgi. Elle était au contraire exagérée en ce qui concerne les éléments du vacuome que **Perroncito** venait, sans le savoir, de mettre pour la première fois en évidence dans les

cellules sexuelles mâles et qui, eux seuls, méritaient le nom de dictyosomes; les deux adversaires apportèrent donc chacun une part de vérité.

Quant au réseau décrit par **Perroncito**, et qui est un réseau à mailles fermées, il résulte, nous l'avons vu, de la confluence des vacuoles; il peut aussi être dû à l'imprégnation des lipoïdes périvacuolaires auxquels sont plus ou moins associés les lépidosomes. Dans tous les cas, qu'il représente une imprégnation intravacuolaire ou un noircissement périvacuolaire, il s'agit bien, comme l'a écrit **Gatenby**, d'un artefact, mais d'un artefact dans la formation duquel intervient au premier chef le *vacuome*. On a vu en effet que les lépidosomes donnaient parfois à la suite d'altérations un réseau lâche très différent de celui de **Perroncito**.

Pour nous résumer, nous dirons que les cellules sexuelles mâles renferment comme toutes les cellules somatiques deux catégories principales d'éléments cytoplasmiques : le *chondriome* et le *vacuome*. Le *chondriome* présente à son tour deux catégories d'éléments : les lépichondriosomes ou lépidosomes et les chondriosomes ordinaires. Les lépidosomes et le *vacuome* sont le plus souvent localisés dans une même zone, à laquelle on peut conserver le nom d'idiozome et qui correspond à la zone de Golgi.

Ces conclusions ont été antérieurement exprimées (1926 *a*) mais sous une forme condensée et moins explicite. Elles ont donné lieu à des commentaires ou à des critiques que nous allons maintenant exposer. Nous citerons par la même occasion certains travaux qui ont précédé les nôtres sur les cellules sexuelles mâles, mais qui ont tenu compte de la notion de *vacuome* exposée antérieurement à propos d'autres objets.

Avel (1925) a voulu montrer, en utilisant les cellules sexuelles des Pulmonés, l'indépendance de l'appareil de Golgi et des inclusions colorables par le rouge neutre. L'appareil de Golgi de cet auteur est le même que celui de **Gatenby**, **Bowen**, etc.... Il tombe sous le coup des critiques que nous avons adressées à la théorie classique. Au reste, l'auteur, décrivant les éléments en écaille, reconnaît que « ces écailles, visibles sur le vivant, colorables de nombreuses manières, diffèrent par ces caractères de tous les appareils de Golgi connus ». Dans une publication antérieure, l'auteur admettait égale-

ment que cet appareil « a des caractères trop spéciaux ».... Au nombre de ces caractères trop spéciaux il faut en effet compter la facilité avec laquelle, aux dires mêmes de l'auteur, « réussit toujours l'imprégnation osmique ».

Karpova (1925) conclut d'un travail fort remarquable où ont été mises en œuvre pour la première fois, sur les soi-disant dictyosomes, des techniques histo-chimiques précises, que les dictyosomes sont des éléments du chondriome; nous avons pu confirmer entièrement ses recherches et appliquer au même matériel d'autres techniques histo-chimiques qui, on l'a vu, viennent encore étayer cette conclusion. **Karpova** n'a pas pu imprégner les éléments du vacuome qu'elle a pu cependant observer et colorer vitalement par le rouge neutre; elle reste donc sous l'influence de la théorie classique lorsqu'elle admet que l'appareil de Golgi = chondriocontes (dictyosomes) + vacuoles. Malgré cette divergence, l'opinion de **Karpova** est très voisine de la nôtre. Aussi, sommes-nous en droit de nous étonner lorsque **Bowen** (1926, a), au mépris de toute exactitude scientifique, vient nous opposer les observations de **Karpova** qui aurait, d'après lui, montré « que l'appareil de Golgi ne se teint pas du tout par le rouge neutre ». La lecture correcte des textes ne semble d'ailleurs pas être l'apanage de nos contradicteurs puisque **W. Jacobs** (1927) pense démontrer que nous avons nous-mêmes (**Parat et Painlevé**) ébranlé fortement l'unité de notre théorie en nous montrant incapables d'imprégner notre vacuome par les agents métalliques. Nous avons écrit (1926) : « L'imprégnation lente et intensive montre, entre les filaments de Platner, un certain nombre de grains ou, le plus souvent, des croissants et des anneaux qui peuvent parfois être anastomosés entre eux et qui correspondent exactement aux vacuoles rhagiocrines vues sur le vivant. » Le compte rendu de notre démonstration au Congrès de Liège (**Parat**, 1926, b) ne saurait non plus laisser de doute à ce sujet.

Dans une série de travaux fort intéressants en raison de la compétence physico-chimique particulière de l'auteur, **Ciaccio** (1926-1928) cherche à démontrer que les vacuoles n'existent pas, et que dans les cellules sexuelles mâles, les corpuscules péri-idiosomiques (lépidosomes) apparaissent au stade spermatocyte leptotène par suite d'un véritable processus de séparation (*entmischung*) d'une

phase essentiellement protéique et d'une phase cristalloïde riche en lipoïdes (corpuscules péri-idiosomiques, lépidosomes). **Giaccio** paraît avoir méconnu les différents stades de transition existant antérieurement aux spermatocytes entre les chondriosomes ordinaires et les lépidosomes et que **Fauré-Fremiet**, **Karpova** et nous-même avons décrits. Quant aux vacuoles, produit de démasquage, nous avons déjà fait justice de cette conception.

Pour **Poisson** (1926-1927) qui a étudié la spermatogénèse de *Notonecta maculata*, l'appareil de Golgi, dans les spermatocytes et les jeunes spermatides, se montre constitué par un ensemble de dictyosomes et de petits corpuscules à centre clair dont un, le plus gros, est l'« idiosome primaire ». La fusion de ces formations, dans la spermatide, constitue l'« idiosome définitif ». Les éléments golgiens, dictyosomes et corpuscules, se colorent vitalement par le rouge neutre et les dictyosomes peuvent prendre alors l'aspect vacuolaire.

Voinov (1927), étudiant un matériel voisin, *Notonecta glauca* trouve au contraire qu'il existe à côté et indépendamment du vacuome un système golgien typique, représenté par des dictyosomes incolores par le rouge neutre. Il est regrettable que **Voinov**, dont les observations sont très certainement fort intéressantes, n'ait pu se libérer des préjugés classiques en décrivant comme « appareil de Golgi » des lépidosomes.

P. Grassé (1926), au cours d'une importante étude sur les Flagellés parasites, apporte sur la morphologie et la structure de l'appareil parabasal des notions d'un grand intérêt. Développant un point de vue exposé antérieurement, nous l'avons vu, avec le **Pr Duboscq**, il pense que cette formation représente, comme l'idiozome des cellules sexuelles mâles, « une catégorie du chondriome ». **Grassé** nous attribue une opinion curieuse : le dictyosome serait constitué par un chondriosome (chromophile) accolé à une vacuole (chromophobe). Telle n'est pas notre opinion ; la simple lecture des pages qui précèdent nous dispense de tout commentaire. En ce qui concerne l'appareil parabasal, nous admettons fort bien son homologation avec cette catégorie du chondriome que constituent les lépidosomes ; mais pas plus que nous n'adoptons l'assimilation de ces derniers à l'appareil de Golgi, nous ne pouvons souscrire à cette opinion que l'appareil parabasal est un appareil de Golgi.

Hirschler et ses élèves, Mme **Sokolska**, Mme **Grabowska**, **L. Monné** ont entrepris une série de travaux dominés par l'idée, qu'**Hirschler** a toujours brillamment soutenue, de l'existence d'un appareil de Golgi constitué par des corps isolés, le plus souvent vésiculaires ou hémisphériques à paroi osmiophile, lipoïdique et à contenu chromophobe. Cette idée pourrait fort bien s'accorder avec la nôtre, concernant la constitution vacuolaire de l'appareil de Golgi, et d'ailleurs certaines divergences s'atténuent lorsque l'on constate que l'école d'**Hirschler** a généralement pu colorer le contenu des corps de Golgi par le rouge neutre. Mais nous ne pouvons admettre autour des éléments du vacuome l'existence de lipoïdes sous forme d'une membrane nettement individualisée; ce cas serait-il même possible, dans certaines cellules sexuelles mâles, par fusion de lépidosomes, qu'il ne serait pas généralisable aux cellules somatiques, les seuls lipoïdes accumulés au contact des éléments du vacuome étant des lipoïdes diffus ou parfois concrétés en grains, sans trace de membrane. Les observations de **Monné** (1927) qui, chez *Helix* admet que les lépidosomes ne sont pas autre chose que les *plis d'une membrane*, se heurtent à d'innombrables constatations contradictoires et ne peuvent pas être prises en considération. Quant à la non coloration des lépidosomes par le vert Janus affirmée par **Hirschler** (1928) et par **Monné** (1927) et invoquée contre toute assimilation de ces éléments au chondriome, nous y reviendrons à propos des travaux de Mlle **Tuzet** (1927-1928).

Cet auteur (1927) admet que le protoplasme des cellules sexuelles mâles renferme trois catégories d'éléments distincts : l'appareil de Golgi, les mitochondries et les vacuoles. Elle croit apporter des arguments importants contre une opinion qu'elle nous attribue et suivant laquelle le dictyosome serait un complexe vacuole + mitochondrie (lépidosome). Nous répondrons à Mlle **Tuzet** ce que nous avons déjà répondu à son collaborateur, M. **P. Grassé**, en précisant cependant un point particulier : il est bien entendu que le lépidosome comprend souvent une partie chromophile et une partie chromophobe (voir notre fig. XXXV en 5; *e* et *i*) comme d'ailleurs parfois le chondriome lui-même (cf. page 237) mais nous n'avons jamais établi aucune correspondance entre cette partie chromophobe qui fait partie intégrante du lépidosome et tel ou tel élément du vacuome.

D'autre part, Mlle **Tuzet**, sur *Pisania maculosa*, comme **Hirschler** sur *Macrothylacia rubi*, comme **Monné** sur *Cerithium vulgare* et sur *Helix lutescens*, n'a pu colorer les lépidosomes par le vert Janus. Certes, il existe, nous l'avons vu, un certain décalage entre la coloration du chondriome ordinaire et celle des lépidosomes par le vert Janus, ces lépidosomes étant plus réducteurs que le chondriome ordinaire, mais il suffit d'appliquer à ces éléments une bonne technique pour voir apparaître la coloration. Le simple énoncé de la méthode de **Monné** qui croit avoir augmenté ses chances de réussite en laissant les cellules pendant une heure dans du vert Janus à 1 p. 4 000 suffit à nous prouver qu'il n'a pas en main la technique correcte du vert Janus. Ces observations destinées à prouver la non-parenté des lépidosomes avec le chondriome, en l'absence de coloration vitale commune, se heurtent à une foule d'observations vitales exécutées avec ou sans vert Janus. Citerons-nous **v. la Valette Saint-George** qui, dès 1874, colorait vitalement par le violet de gentiane à la fois les cytomicrosomes (chondriome) et les éléments du nebenkern (lépidosomes); **Henneguy** qui réalisait une coloration semblable avec le violet Dahlia, colorant dont **Fauré-Fremiet** s'est également servi avec succès, ainsi que **Karpova**; **Gatenby** et son école qui ont obtenu des résultats semblables avec le vert Janus, et **P. Grassé** (1926) qui déclare avoir obtenu la coloration des lépidosomes (pour lui, partie chromophile du dictyosome) chez les Pulmonés et le Rat....

Nous avons jusqu'ici envisagé la question de l'appareil de Golgi des cellules sexuelles mâles à un point de vue presque exclusivement statique. Examinons-le maintenant à un point de vue dynamique et fonctionnel.

Chez tous les Vertébrés que nous avons étudiés et chez les quelques Invertébrés qui ont fait l'objet de nos recherches, nous avons observé un processus très général qui peut être décrit d'une façon pour ainsi dire impersonnelle et schématique, sans préciser d'objet, en prenant une sorte de « type morphologique » (fig. XXXVIII).

Dans la *spermatogonie* (1) le vacuome est représenté par de petites vacuoles (v^1) avec lesquelles les lépidosomes en voie de différenciation (l) se mettent en rapport. Les vacuoles possèdent généralement un contenu assez fluide; elles apparaissent souvent en clair sur les

préparations fixées (*archoplasmic vesicles* de **Moore**, *Bläschen* de **Meves**, *archoplasmic vacuoles* de **Gatenby et Woodger**). Elles renferment cependant déjà dans quelques cas un contenu à réaction mucoïde. On observe une légère condensation lipoïdique à leur contact (*lp*).

Dans les *spermatocytes* (2), les lépidosomes, le vacuome et les lipoïdes diffus qui sont accumulés au contact des vacuoles sont rassemblés dans une zone qui est l'idiozome et qui représente une véritable zone de Golgi. Les vacuoles (v^2) ont tendance à présenter un contenu plus condensé et souvent le produit de cette condensation affecte l'apparence d'un véritable grain de sécrétion (a^1). Vitale-ment, on a souvent l'aspect d'un grain rhagiocrine. Sur pièces fixées, on trouve ces grains, bien connus sous les noms d'*archosomes* (**Moore**), *körnchen* (**Meves**), *idiogranulomes* (**Papanicolau et Stockard**), *proacrosomic granule* de **Gatenby et Woodger**, inclus dans un espace clair représentant la vacuole, espace qui a été reconnu et décrit sous le nom d'*idiogranulothèque* par **Papanicolau et Stockard**. La réaction mucoïde des grains se précise et s'affirme au cours de ce processus.

A la fin de l'évolution des *spermatocytes* ou au début de celle de la *spermatide* (4) les vacuoles se fusionnent entre elles, les grains se fusionnent entre eux, si bien que l'on trouve un gros grain (a^2) au sein d'une grosse et unique vacuole (v^3). Le gros grain est l'*acrosome* (*idiosphérosome* de **Papanicolau et Stockard**) et la vacuole, l'*idiosphaerotherèque* des mêmes auteurs. Souvent d'ailleurs, on ne peut individualiser réellement un tel grain au sein d'une vacuole; le contenu des vacuoles fusionnées est encore suffisamment fluide et hydraté pour se colorer *in toto*, mais faiblement par le rouge neutre et pour prendre aussi d'ailleurs *in toto* les imprégnations métalliques. Les lépidosomes se rangent autour de l'acrosome et lui forment une sorte de cape.

Puis, l'acrosome se déshydrate et se condense de plus en plus à la façon d'un énorme grain de sécrétion; il a tendance à se colorer de moins en moins par le rouge neutre, à prendre de moins en moins violemment les imprégnations métalliques, à présenter une réaction mucoïde de plus en plus intense. A ce moment (5) il semble que les lépidosomes subissent de sa part une véritable répulsion; ils cessent

de former une cape autour de l'acrosome, ils se réunissent sur un de ses flancs en même temps qu'apparaissent entre eux de minuscules éléments vacuolaires, évidemment néoformés (v^4). Le groupe lépidosomes + vacuoles émigre alors vers la queue de la spermatide (6); quelques lépidosomes subsistent et se rangent parmi les mitochondries ordinaires (l^1), dans la pièce intermédiaire, tandis qu'un certain nombre d'entre eux (l^2) accolés aux éléments du vacuome (v^4) sont expulsés en même temps que le protoplasma résiduel.

Tel est à notre avis le schéma général que l'on peut proposer en ce qui concerne l'évolution des éléments de la zone de Golgi et des produits qui en dérivent au cours de la spermiogénèse. Des modalités diverses peuvent être et pourront sans doute être décrites dans des espèces variées au cours de ce processus; mais nous pensons que toujours ce processus se ramènera aux phénomènes suivants : naissance de grains de sécrétion au sein des éléments du vacuome, fusion des vacuoles rhagiocrines et de leur produit de condensation pour former l'acrosome qui, tel un grain de sécrétion, tend à se déshydrater et à se condenser. Certains éléments du chondriome, le plus souvent hypertrophiés, se mettent en rapport avec les éléments du vacuome au moment important de l'élaboration protéique; ce rapport peut exister d'ailleurs depuis déjà quelque temps ou bien il ne s'établit qu'à ce moment. On ne peut trouver aucun indice morphologique d'une intervention directe de ces chondriosomes hypertrophiés (lépidosomes) dans l'élaboration du contenu vacuolaire, mais il est remarquable que lorsque cette élaboration est terminée, le contact entre produits du vacuome et lépidosomes peut devenir moins intime et peut même cesser d'exister¹.

Les éléments sexuels mâles se comportent donc en somme comme des éléments sécréteurs, ainsi que **Bowen** a eu le mérite de le montrer, et le produit de sécrétion, comparable à un énorme grain de sécrétion est l'*acrosome*. Que cet acrosome possède, outre la mor-

1. Ce contact persiste notamment dans quelques espèces où comme chez *Helix*, l'acrosome n'arrive pas à maturité et dégénère. Il se produit cependant à un moment donné une véritable répulsion des lépidosomes (au stade spermatide; cf. p. 234 et fig. XXXVI), mais bientôt l'acrosome se désagrége et les lépidosomes accompagnent, on l'a vu, les vacuoles qui en résultent.

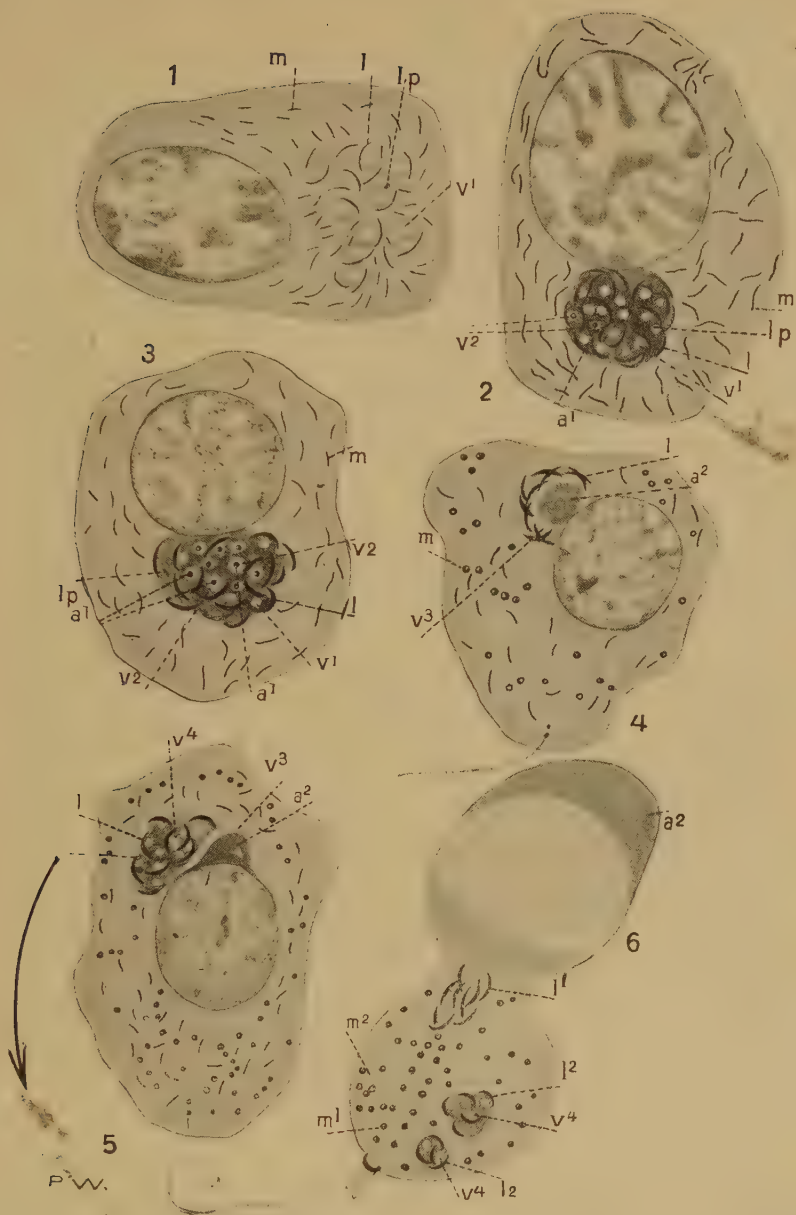


FIG. XXXVIII. — Schéma de l'évolution du chondriome et du vacuome.

- 1 Spermatogonie. v_1 : vacuole; l, p : lipides plus condensés au contact des vacuoles; l : lépidosomes encore peu différents du chondriome ordinaire; m : chondriome ordinaire.
- 2 Spermatocyte I. v_1 : vacuole (plasmocrine); v_2 : vacuole (rhagiocrine) avec le grain a_1 qu'elle contient (grain proacrosomique); lp : lipides accumulés au contact des vacuoles; l : lépidosome; toutes ces formations constituent l'idiozome ou « zone de Golgi ».
- 3 Jeune spermatide, mêmes lettres; il n'y a presque plus de vacuoles plasmocrines (v_1), elles ont presque toutes donné naissance à des vacuoles rhagiocrines v_2 .
- 4 Spermatide plus âgée. Les grains proacrosomiques a_1 se sont fusionnés pour donner l'acrosome a_2 ; les vacuoles v_2 se sont fusionnées pour donner v_3 (idiosphérothèque). Les lépidosomes l forment une cape autour de l'acrosome.
- 5 Spermatide plus âgée. Les lépidosomes l se regroupent; des vacuoles néoformées v_4 apparaissent entre eux. Le tout descend dans la direction indiquée par la flèche.
- 6 Spermatide presque mûre. L'acrosome a_2 est définitivement formé; une partie des lépidosomes l_1 se groupe parmi les mitochondries m_1 de la pièce intermédiaire; une autre partie, l_2 va, avec les vacuoles v_4 et les mitochondries m_2 , être expulsée avec le protoplasma résiduel.

phologie et l'évolution d'un grain de sécrétion, les propriétés physiologiques de ce dernier, c'est ce que paraissent démontrer les expériences de **Hope Hibbard** sur le Discoglosse (1928b).

VIII. — OVOGÉNÈSE ET VITELLOGÉNÈSE

La question de l'évolution des constituants cytoplasmiques au cours de l'ovogénèse, de leur destinée, et de la part qu'ils prennent dans les processus de vitellogénèse, est une des plus controversées de la cytologie. Aussi ne réferons-nous pas l'historique complet de la question; nous nous bornerons à rappeler qu'en ce qui concerne le rôle du chondriome, de nombreux auteurs comme **Lams**, M^{lle} **Loyez**, **Russo**, **Gajewska**, **Bulliard**, etc... se sont prononcés en faveur de l'intervention des mitochondries dans la genèse du vitellus. Plus récemment encore, **Konopacki** (1927) embrasse les mêmes théories. Au contraire, **Avel** (1923) fait remarquer qu'il n'est pas au pouvoir des techniques cytologiques modernes d'apporter une solution définitive de la question. **G. Levi** (1927) dans son beau traité d'histologie, reprenant les résultats de son travail sur l'ovogénèse des Amphibiens (1912 a) se prononce également contre l'origine mitochondriale du vitellus.

C'est à **Hirschler** (1916) que l'on doit les premières notions relatives à la part prise par l'appareil de Golgi dans la vitellogénèse. Cet auteur trouve en effet que chez les Ascidies, les plaquettes vitellines naissent aux dépens des mitochondries, mais qu'au moment de la dispersion des éléments de Golgi, ceux-ci s'accolent aux plaquettes pour leur fournir un matériel spécial, sans doute lipodique.

Gatenby et son école entreprennent alors de nombreux travaux sur le sujet. Ces travaux ayant été parfaitement résumés par **Nath** (1926 a), nous ne les analyserons pas en détail; nous les résumerons rapidement en indiquant que le vitellus peut avoir aux yeux de ces savants une origine extrêmement variée. On peut en effet rencontrer un vitellus d'origine mitochondriale ou « *M-Yolk* », un vitellus d'origine golgienne ou « *G-Yolk* »; mais on peut aussi avoir affaire à une participation importante du nucléole par émissions.

de substance nucléolaires au sein du cytoplasme, le vitellus formé étant alors désigné du nom de « *N-Yolk* ». Enfin, le vitellus pourrait se former *per se*, au sein du cytoplasme : « *C-Yolk* ». En général, **Gatenby** et ses collaborateurs (**Woodger**, **Brambell**, **Ludford**, **Nath**) admettent que le « vitellus graisseux » est formé par l'appareil de Golgi tandis que le vitellus albumineux est d'origine nucléolaire. Pour **Nath** (1926 *a*) la constitution vacuolaire de l'appareil de Golgi telle que nous la comprenons personnellement serait en accord avec les faits que cet auteur observe au cours de la formation du vitellus graisseux (1926 *b*). Ces savants ont en outre tendance à admettre que chez les Vertébrés, le vitellus est d'origine mitochondriale. C'est ainsi que **Brambell** (1925 *b*) décrit chez la Poule un vitellus mitochondrial et un vitellus graisseux probablement d'origine golgienne. **Bhattacharya** (1925) admet également l'origine mitochondriale du vitellus de la Tortue et du Lézard.

Harvey (1925) étudie l'ovogenèse du Ver de terre et trouve, contrairement à **Gatenby** et son école, que le vitellus naît dans le cytoplasme sans intervention ni du chondriome ni de l'appareil de Golgi, ni d'émissions nucléaires. Il fait judicieusement remarquer que les renseignements statiques fournis aux auteurs par les techniques cytologiques sont impuissants à nous donner une solution claire et définitive d'un problème comme la formation du vitellus qui est essentiellement dynamique. Une controverse s'engage alors dans *Nature* (1927) entre cet auteur d'une part, **Gatenby** et son collaborateur **Nath**, d'autre part. **Harvey** fait alors remarquer que **Gatenby** et son école sont enclins à englober sous le terme vitellus tout ce qui dans la cellule ne peut être clairement identifié et dont l'origine est essentiellement variable; il pense que des études nouvelles sont nécessaires pour apporter un peu de clarté dans le problème.

Dans un travail ultérieur (1927 *b*), le même auteur étudie la vitellogénèse chez *Ciona intestinalis* L. Il trouve que des lipoïdes sont apportés au cytoplasme de l'ovocyte par les cellules de la *testa* tandis que le vitellus albuminoïde est sécrété par l'appareil de Golgi. Finalement ces deux composants se trouvent réunis au sein des mitochondries qui sont réparties dans la cellule; il est possible que le matériel sécrété par l'appareil de Golgi ait comme première

origine le nucléole. Au cours de son travail, l'auteur rappelle l'opinion de **Bowen** (1926 a) selon laquelle la formation du vitellus doit être la principale fonction de l'appareil de Golgi de l'ovocyte au même titre que la formation de l'acrosome est dévolue à cet appareil dans le spermatocyte. Il souligne aussi que, tandis que **Wilson** désigne du terme vitellus une grande quantité de substances déposées dans le protoplasme de l'ovocyte et provenant des sources les plus diverses, **Bowen** suggère l'existence d'un processus beaucoup plus uniforme et beaucoup plus homogène de vitellogenèse.

Steopoe (1926) décrit la vitellogenèse de *Nepa cinerea*; il voit le vitellus se former aux dépens des éléments golgiens; il fait une distinction nette entre ce vitellus et les inclusions grassieuses et ne remarque aucun lien génétique entre ces dernières et les chondriosomes ou les éléments golgiens.

En ce qui concerne l'évolution morphologique de l'appareil de Golgi au cours de l'ovogénèse, nous possédons d'assez nombreux renseignements, grâce aux travaux de **Sjövall**, de **Weigl**, de **Kulesch**, de **Cattaneo** (1914) et aussi de **Hirschler**, de **Gatenby** et de ses collaborateurs, de **P. Weiner** (1925), de **Nihoul** (1926), etc.... La plus grande partie de ces travaux s'accordent pour montrer un appareil de Golgi tout d'abord localisé, se répandant ensuite en se dissociant dans tout l'ovocyte, pour se localiser souvent à la périphérie de l'oeuf. En outre, **Brambell** chez la Poule et **Bhattacharya** chez la Tortue reconnaissent un passage d'éléments de Golgi, des cellules folliculaires à l'oeuf, passage qui aboutit à la constitution à la périphérie de ce dernier d'une couche d'éléments golgiens que **Brambell** désigne du nom d' « *appareil de Golgi, type 2* ».

Pour notre part nous avons étudié tout d'abord l'ovogénèse de l'Escargot, *Helix pomatia* L.

OVOGÉNÈSE DE L'*HELIX POMATIA*.

I. — *Observations vitales.*

Les très jeunes ovocytes ressemblent beaucoup par l'aspect et la disposition topographique de leurs constituants cytoplasmiques à des spermatocytes du même animal; on observe en effet dans une

zone bien localisée, l'existence d'un groupement particulier de lépidosomes au milieu duquel sont réparties des vacuoles présentant sensiblement les mêmes caractères que celles des éléments mâles. Une différence importante sépare cependant le groupement lépidosomes-vacuoles des jeunes ovocytes de celui des éléments mâles; c'est qu'en effet ici, il n'est pas rare d'observer une interpénétration persistante des éléments mitochondriaux ordinaires et des éléments lépidosomiques. Ces deux catégories d'éléments se colorent par le vert Janus et il est souvent difficile de les distinguer les uns des autres. Dans ces jeunes ovocytes, le nombre des lépidosomes et des vacuoles est assez limité mais peu à peu, au cours de l'évolution, il va être facile de constater que le groupement acquiert rapidement de nouveaux éléments. Au centre du groupement, en effet, on remarque l'apparition de nouveaux lépidosomes que toutes les transitions de forme, d'aspect et de colorabilité rattachent aux mitochondries voisines. Les éléments du vacuome augmentent aussi de nombre, si bien que dans un ovocyte de 40 à 50 μ de grand diamètre, le groupement en question prend un aspect tout à fait particulier : au centre, enfouis pour ainsi dire dans un épais nuage mitochondrial, de petites vacuoles généralement en rapport avec de petits lépidosomes; à la périphérie, au milieu de mitochondries moins tassées et se dispersant plus ou moins en éventail dans le reste du cytoplasme, des vacuoles plus volumineuses en liaison avec des lépidosomes plus allongés ou plus gros. A ce stade, il n'est pas rare de trouver au pôle opposé de l'ovocyte ou tout au moins sur un de ses flancs, *mais jamais en rapport étroit avec le groupement*, un amas de globules réfringents qui se colorent par le bleu d'indophénol naissant : il s'agit évidemment de globules graisseux.

Le groupement *mitochondries ordinaires-lépidosomes-vacuoles* qui accroît de plus en plus la quantité de ses constituants va tendre maintenant à les disperser dans le cytoplasme; généralement, ce mouvement débute par un véritable encerclement du noyau; il continue par une répartition centrifuge des différents éléments dans tout le cytoplasme, les éléments les plus volumineux et partant, les plus âgés, se trouvant ainsi portés vers la périphérie, les plus jeunes étant localisés (et continuant sans doute aussi à se former) au contact du noyau de la cellule. On observe alors à ce moment des phéno-

mènes intéressants au niveau des éléments les plus périphériques. En effet, les vacuoles les plus volumineuses ont tendance à montrer une hétérogénéité de structure qui ne peut être en rapport qu'avec la formation du vitellus; et de fait, à partir d'un certain stade, on remarque à l'intérieur de chacune de ces vacuoles l'existence d'un grain de vitellus assez réfringent. Or, il est curieux de constater après coloration vitale au rouge neutre, que la vacuole se décolore rapidement tout en restant parfaitement visible et que la coloration vient se localiser sur le grain de vitellus en donnant d'ailleurs à ce dernier une teinte correspondant à une acidité assez forte (pH 5,0 environ). Quant aux lépidosomes, ils manifestent au cours du processus de maturation du vitellus au sein des vacuoles une tendance fort nette à s'accoler à ces dernières; il est même fréquent d'en trouver quatre ou cinq autour d'un même élément du vacuome et lui formant une sorte de *cadre*.

II. — *Techniques mitochondriales et microchimiques.*

Les ovocytes en place sont extrêmement difficiles à bien fixer; aussi doit-on être extrêmement sévère et ne décrire que des préparations se rapprochant au maximum de l'aspect vital. Il semble que **Gatenby**, au cours de son étude d'*Helix aspersa* (1917 b) ait quelque peu négligé cette précaution. En tous cas, ces préparations montrent au contact du noyau, un foyer de prolifération commun aux mitochondries ordinaires et aux lépidosomes; il est extrêmement rare de trouver, comme **Gatenby** l'a figuré pour *Helix aspersa*, deux foyers différents; lorsque cela arrive, ils finissent d'ailleurs par se réunir. Au sein de ce foyer (fig. XXXIX, 3), on trouve toutes les transitions morphologiques entre les mitochondries ordinaires en forme de grains ou de très courts bâtonnets et les jeunes lépidosomes. Il est difficile de dire si dans ce foyer de prolifération intense les éléments du chondriome se forment *de novo* ou par division d'éléments préexistants; dans tous les cas, on n'observe jamais de figures pouvant faire penser à une division de lépidosomes : ceux-ci semblent bien se différencier aux dépens d'éléments en tout semblables aux mitochondries ordinaires, et s'il y a division, c'est d'un processus de chondriodièrese qu'il peut s'agir et non d'un processus

de « lépidodiérèse ». Le chondriome évolue donc dans cette zone de deux façons différentes : l'une aboutissant à la formation de filaments fins, facilement altérés et résolubles en chondriomites ou en mitochondries (*m*), l'autre différenciant des filaments épais, plus ou moins longs, souvent arqués (*l*) qui sont les lépidosomes; ceux-ci



FIG. XXXIX. — Jeunes ovoocytes d'*Helix pomatia*.

- 1 Imprégnation argentique. Vacuole, *v1*, *v2*, *v3* à différents stades d'évolution; *gr* : graisse dissoute.
- 2 Imprégnation osmique, *l1*, *l2*, *l3* : lépidosomes à différents stades d'évolution; *m* : chondriome ordinaire; *gr* : graisse.
- 3 Technique de Dietrich modifiée. Coupe tangentielle au foyer de formation du chondriome ordinaire et des lépidosomes; *m* : chondriome ordinaire; *l* : lépidosomes.

sont d'autant plus épais et plus longs qu'ils sont plus éloignés du centre de prolifération, ce qui démontre nettement leur évolution.

En ce qui concerne leur mouvement dans la cellule, les techniques mitochondriales permettent de retrouver ce que nous avons

décrit lors des examens vitaux, à savoir la dispersion des deux catégories de chondriome au sein du cytoplasme; il reste cependant fort longtemps au contact du noyau un centre de prolifération correspondant à celui que nous venons de décrire, et ce, alors même que la vitellogénèse est déjà assez avancée.

Pour ce qui regarde cette dernière, les techniques mitochondriales confirment également ce que nous avons observé vitalement : si les petites vacuoles sont, au début, fort difficiles à repérer au milieu du centre de prolifération du chondriome, il n'en est pas de même au moment où ce dernier se disperse. On observe en effet à ce moment, plus ou moins accolées aux plus gros lépidosomes, un certain nombre de vacuoles dans lesquelles la coloration de Volkonsky fait apparaître de minuscules grains bleus qui représentent le vitellus en formation. Le contraste est alors remarquable entre les lépidosomes rouge rubis et les minuscules ébauches vitellines colorées en bleu et cerclées d'une aréole claire. Plus tard, le vitellus plus évolué apparaîtra comme des grains nettement différenciés au sein de vacuoles claires, mais ces grains sont visibles plutôt grâce à leur réfringence propre qu'à la coloration qu'ils ont pu prendre : ils restent en effet généralement réfractaires à toute espèce de coloration, prenant tout au plus une légère teinte rougeâtre ou jaunâtre. Quant aux vacuoles claires qui les entourent, elles ont été parfaitement observées par **Gatenby** et figurées par lui (1917 *b*, pl. 31, fig. 16) mais il a plus tard (1919 *b*) émis des doutes sur la réalité des rapports qui les lient aux grains de vitellus.

Notons aussi que la vitellogénèse ayant lieu dès le début du stade de dispersion, on observe généralement à ce moment une certaine polarisation des granules vitellins; cependant, bientôt, le processus devient général; il est, néanmoins, tant soit peu plus intense à la périphérie de l'œuf où l'on sait par l'examen vital que se trouvent les plus grosses vacuoles et aussi les lépidosomes les plus volumineux. On trouve fréquemment ceux-ci, étroitement accolés aux vacuoles à vitellus (fig. XL, A, l) et leur formant une sorte de cadre rappelant étrangement celui que l'on observe souvent autour de l'acrosome des cellules sexuelles mâles. Remarquons aussi que les mitochondries ordinaires ont une tendance nette à se grouper par plages circonscrivant les vacuoles à vitellus (fig. XL,

A, m). Une telle disposition semble avoir été observée par **Gatenby** (1917; pl. 31, fig. 13 et 14).

Les techniques lipoïdiques mettent en évidence une concentration intense de lipoïdes diffus au niveau du centre de prolifération du chondriome. Elles confirment en outre la filiation des éléments chondriosomiques ordinaires et des lépidosomes : on peut suivre en effet l'enrichissement progressif en lipoïdes d'éléments en tout semblables aux chondriosomes ordinaires, et ce, au centre de la zone de prolifération, pour aboutir à la périphérie de cette dernière aux lépidosomes typiques (fig. XXXIX, 3, l). Ni au début, ni à la fin du processus de vitellogenèse, il n'est possible de déceler de lipoïdes au niveau des grains de vitellus, qui paraissent exclusivement protéiques. Les globules graisseux que nous avons signalés au cours de l'examen vital ne sont pas conservés ou ne sont conservés que très partiellement par les techniques lipoïdiques; ils se colorent en gris par l'acide osmique et présentent le caractère de graisses neutres peu riches en acide oléique. Si l'on suit leur évolution sur des préparations fixées par des liquides osmiés, on constate que, formés dans une zone voisine du noyau et indépendante du centre chondriosomique, ils se répandent au moment de la dispersion du chondriome et gagnent eux aussi la périphérie où ils se trouvent plus tard disséminés entre les grains de vitellus.

III. — *Techniques d'imprégnation métallique.*

Nous envisagerons d'abord les techniques argentiques. Il arrive assez fréquemment avec ces techniques que les lépidosomes et des débris de chondriosomes ordinaires soient imprégnés; mais il est plus fréquent d'observer des imprégnations impeccables du vacuome, surtout à partir du moment où le groupement vacuolaire subit, en même temps que les autres éléments (mitochondries et lépidosomes) un accroissement de son ensemble et aussi un accroissement individuel des vacuoles avec condensation de leur contenu. C'est une image de cette sorte que nous avons donnée dans la figure XXXIX (en 1); les plus petites vacuoles, celles qui se colorent le plus uniformément sur le vivant, sont localisées au centre du groupe; elles sont généralement peu imprégnées, vraisemblable-

ment à cause du faible degré de condensation de leur contenu (v^1); c'est aussi la raison pour laquelle, sans doute, il est fort difficile de les imprégner au stade précédent. Les plus gros éléments sont localisés surtout à la périphérie du groupement; ils s'imprègnent soit en totalité soit en partie, réalisant des images de dictyosomes typiques (v^2 , v^3). On peut parfois rencontrer entre eux des lépidosomes qui les ceignent ou les encadrent et l'image réalisée est alors exactement superposable à celle de l'élément vivant. Enfin, à une distance plus ou moins grande du groupement vacuolaire, on observe près du noyau (fig. XXXIX; en 1, *gr.*) des lacunes régulières creusées dans le protoplasme et représentant les graisses précédemment décrites.

On assiste, à des stades ultérieurs, à une dispersion des éléments vacuolaires dans une direction centrifuge, les vacuoles les plus périphériques et les plus volumineuses commençant alors nettement à condenser leur contenu en produit vitellin. Bientôt, toute la cellule se trouve remplie (fig. XL; C) de ces corps qui offrent un aspect tout particulièrement intéressant (fig. XL; B). Le contenu vacuolaire se présente en effet fortement imprégné, mais aussi fréquemment, fortement rétracté; l'image est exactement comparable à celle que nous avons obtenue et décrite pour les vacuoles du Chironome: même périphérie foncée ou dictyosome chromophile, même partie centrale ou archoplasme chromophobe (fig. XL; en B, *d*). Souvent, le tout est entouré d'une aréole claire comme dans le cas du Chironome. Il est intéressant de signaler en outre (en *a*, *b* et *c*, dans la figure XL) que l'on trouve parfois dans ces imprégnations, intimement accolés aux vacuoles, des lépidosomes (en B; *l*) plus faiblement imprégnés que les vacuoles. Il arrive même, dans quelques cas rares, que ces lépidosomes soient électivement imprégnés, en même temps que quelques mitochondries ordinaires, les vacuoles restant incolores. Ces différents types d'images rappellent donc de très près ce qui se passe au niveau de l'acrosome des cellules sexuelles mâles avec cette différence cependant, que dans ce dernier cas, il est souvent beaucoup plus difficile d'obtenir l'imprégnation vacuolaire.

Les imprégnations osmiques fournissent des résultats assez différents de ceux que nous venons d'exposer: il est en effet raris-

sime d'obtenir l'imprégnation vacuolaire à quelque stade que l'on s'adresse; on met en évidence au contraire avec régularité et plus ou moins d'électivité (le chondriome ordinaire étant très fréquemment imprégné par la même occasion) les lépidosomes que l'on aurait donc ici encore, en l'absence du contrôle des autres

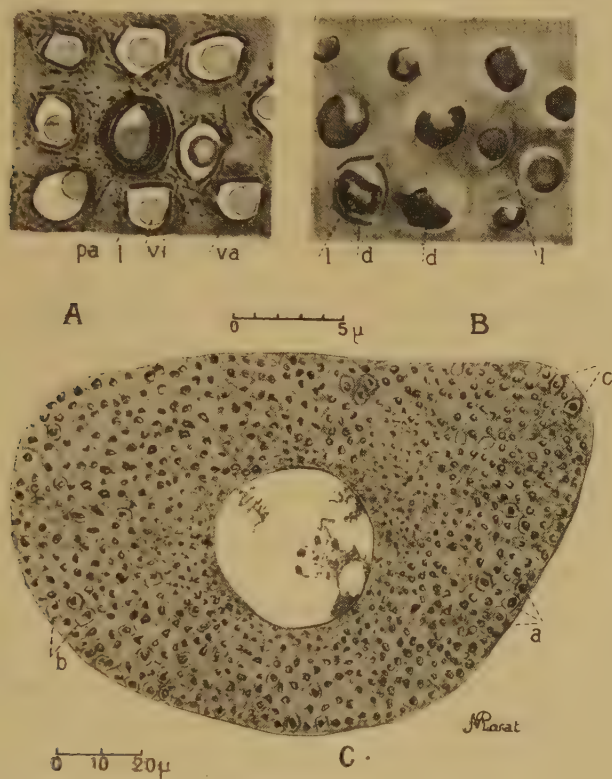


FIG. XL. — Ovocyte plus âgé d'*Helix*, au début de la vitellogénèse.

- A Fragment d'ovocyte après technique de Dietrich modifiée ou imprégnation osmique. *va* : vacuole; *vi* : produit vacuolaire ayant subi une certaine condensation (jeune grain vitellin); *l* : lépidosome; *m* : chondriome ordinaire; *pa* : figure parasomique (artefact).
 B Fragments d'ovocyte imprégné à l'argent; *a* : contenu vacuolaire coagulé et rétracté sous forme de dictyosome; *l* : lépidosome peu imprégné (artefact).
 C L'ovocyte en entier, imprégné à l'argent. Le vacuome est maintenant disséminé dans tout l'œuf, les plus petites vacuoles au contact du noyau; en *a*, *b*, *c*, quelques lépidosomes ont été imprégnés.

techniques, tendance à accepter comme appareil de Golgi, et par conséquent comme dictyosomes. La figure XXXIX en 2 montre l'imprégnation d'un jeune stade correspondant à celui que nous

avons décrit à l'aide des techniques mitochondriales d'une part et des techniques argentiques d'autre part. Les lépidosomes sont le plus souvent assez déformés, beaucoup plus arqués que sur le frais, à demi vésiculisés et présentant par suite une partie chromophile et une partie chromophobe; on retrouve cependant la disposition topographique et l'aspect général qui les caractérise. Les plus périphériques (en 2; l^3), se rangent souvent par 3 ou 4 autour d'une vacuole; celle-ci possède le privilège de s'imprégner, ce qui permet un rapprochement extrêmement suggestif avec l'image fournie par l'imprégnation argentique (fig. XXXIX; en 1; v^3). Les mitochondries ordinaires (en 2; m) sont généralement simultanément imprégnées; la graisse localisée près du noyau, mais à une certaine distance du groupement des lépidosomes (en 2, *gr.*) ne présente aucun lien génétique possible avec ces derniers.

L'étude de stades plus âgés permet de vérifier ce que nous avons observé précédemment : le groupement des lépidosomes se disperse peu à peu et se répand dans le cytoplasme. Lorsque la vitellogenèse est assez avancée, on trouve, surtout à la périphérie de l'ovocyte, des images analogues à celle que nous avons reproduite en A (fig. XL) et qu'il est intéressant de comparer avec celle que nous a fournie antérieurement l'imprégnation argentique (en B.) On trouve en effet le produit vacuolaire plus ou moins concrété sous forme de grain vitellin (vi) au sein d'une vacuole claire (va). Cette vacuole est, comme nous l'avons signalé à propos des techniques mitochondriales et comme nous l'avons vu dans quelques cas avec les techniques osmiques à un stade antérieur (l^3 de la figure XXXIX, en 2), littéralement encadrée par des lépidosomes (l) au nombre de 3, 4 ou 5, fortement imprégnés. Cette image rappelle donc encore une fois certains faits relatifs à l'acrosome des cellules sexuelles mâles. Mais il arrive que l'on observe autour de la vacuole à vitellus un cercle noir complet, ou bien même une série de cercles concentriques (pa) rappelant les formations parasomiques et qui n'est certainement qu'une altération due à la fixation ou le résultat d'un démasquage (au sens de **Giaccio**) au cours de l'imprégnation.

Enfin, notons que fort souvent, les chondriosomes ordinaires sont simultanément imprégnés (m) et que leur disposition, leur concentration autour de chaque système lépidosome-vacuole est

en tout semblable à celle que nous avons signalée avec les techniques mitochondriales.

En résumé, il existe dans les jeunes ovocytes d'*Helix pomatia* une zone nettement localisée où sont accumulés des vacuoles, des chondriosomes ordinaires, des lépidosomes et des lipoides diffus. Les trois premières catégories d'éléments, à partir d'un certain moment, augmentent activement de nombre; les vacuoles sont certainement néoformées; les chondriosomes ordinaires et les lépidosomes dérivent manifestement d'un matériel commun. Les lépidosomes ne sont en effet que des chondriosomes hypertrophiés et spécialisés; ils ont, par le fait même, une certaine affinité pour l'acide osmique, ce qui ne suffit pas à leur conférer la qualité d'éléments golgiens. Les vacuoles sont parfaitement imprégnables par les techniques de démonstration de l'appareil de Golgi, sous forme de dictyosomes typiques. Les lépidosomes et les vacuoles présentent des relations topographiques extrêmement étroites. A partir d'un certain stade, les trois catégories d'éléments se dispersent dans le cytoplasme et la vitellogenèse bat son plein. Les grains de vitellus naissent au sein des vacuoles sans intervention directe des chondriosomes ou des lépidosomes; ce vitellus est essentiellement protéique, il ne renferme à aucun stade de substance lipoidique. La graisse est représentée par des boules ne réduisant que fort peu l'acide osmique et qui naissent au sein du cytoplasme sans intervention directe d'aucun constituant cytoplasmique.

Ces résultats étant acquis, comparons-les avec ceux de **Brambell** (1923) sur *Helix aspersa*. Ce que cet auteur appelle vitellus, qui occupe 10 p. 100 du volume total de l'ovocyte, qui est gris ou noir par l'action de l'acide osmique et qui apparaît comme des vacuoles dans les préparations au Da Fano est purement et simplement de la graisse; ce soi-disant vitellus se formerait aux dépens de l'appareil de Golgi, ce serait un « G-Yolk »... Quelles que soient les différences minimales qui peuvent exister ainsi que nous avons pu nous en assurer, entre le matériel de l'auteur et le nôtre, il est un fait brutal, incontestable; la graisse naît *per se* dans le cytoplasme et dans un endroit bien différent de celui où sont localisés les éléments de Golgi (vacuoles) ou ce qui a coutume d'être pris pour eux (lépidosomes). Il y a donc deux erreurs dans les observations de **Brambell**. Mais ce

qu'il y a de plus extraordinaire, c'est que l'auteur ne signale nulle part l'existence du vrai vitellus, qui sans atteindre le volume de celui de certains Mollusques, n'en occupe pas moins la plus grande partie du cytoplasme de l'œuf d'*Helix*. Est-ce qu'en raison de sa colorabilité peu accentuée, ce vitellus aurait échappé à la perspicacité de l'auteur, nous l'ignorons, mais la lacune est là, formidable, et elle entache toutes les conclusions de l'élève de **Gatenby**.

Nous nous sommes attaché ensuite à l'étude de l'ovogenèse et de la vitellogenèse chez deux Nudibranches, *Aplysia punctata* et *Polycera quadrilineata*; les deux cas sont superposables et nous ne décrirons que le premier, pour lequel nous avons pu recueillir un matériel plus abondant.

OVOGENÈSE D'APLYSIA PUNCTATA.

I. — *Observations vitales.*

Les très jeunes ovocytes montrent à l'un des pôles du noyau un groupe de vacuoles colorables uniformément et *in toto* par le rouge neutre. Parmi ces vacuoles, on distingue des mitochondries qui se colorent par le vert Janus, mais on ne peut découvrir d'éléments analogues aux lépidosomes. Dans des ovocytes plus âgés, on assiste à la dispersion du vacuome et du chondriome dans le cytoplasme; les plus petites vacuoles se rencontrent toujours au voisinage du noyau, les plus grosses ont tendance à être localisées à la périphérie de l'ovocyte. Dans ces dernières, apparaissent bientôt les premières ébauches de plaquettes vitellines; au sein de la vacuole colorée par le rouge neutre, on observe en effet aisément un granule réfringent et incolore qui, en coupe optique, paraît être entouré d'un cercle ou d'un croissant rouge; c'est l'aspect classique d'un *grain rhagiocrine*. Parfois, l'aspect est différent, les vacuoles renfermant un contenu hétérogène et granuleux. Dans tous les cas, on voit peu à peu se différencier de belles plaquettes vitellines le plus souvent ovales ou quadrangulaires, ne se colorant jamais par le rouge neutre, et perdant au fur et à mesure de leur accroissement leur enveloppe aqueuse et colorable par le rouge neutre. Aussi le vitellus mûr est-il absolument incolore, la vacuole périvitelline ayant

complètement disparu. Au cours de ce processus, on peut remarquer que le chondriome présente toujours une propension marquée à s'accoler plus ou moins intimement aux éléments vacuolaires. Notons enfin que le bleu d'indophénol naissant permet de déceler parmi les plaquettes vitellines et les vacuoles une assez grande quantité de globules graisseux répartis sans ordre dans tout l'ovocyte.

II. — *Techniques mitochondriales et microchimiques.*

Les techniques mitochondriales montrent dans de très jeunes ovocytes un chondriome polarisé constitué d'éléments granuleux ou bacilliformes, sans qu'on puisse parler d'une différenciation nette en chondriome ordinaire et en lépidosomes. Ce groupement polarisé ne tarde pas à se dissocier et le chondriome se répand dans tout l'ovocyte. Au début de la vitellogenèse, bien que souvent intimement accolées aux vacuoles vitellogènes, les mitochondries ne paraissent prendre aucune part directe à la naissance des plaquettes.

Les techniques microchimiques nous apprennent que le vitellus est, au début de sa formation, exclusivement protéique : tout grain de vitellus envacuolé donne une réaction négative avec les techniques lipoïdiques, mais ces mêmes techniques démontrent, au contact même des vacuoles, la présence de lipoïdes diffus accumulés, en même temps qu'un grand nombre de mitochondries. La technique de démasquage de Ciaccio rend ce phénomène particulièrement évident; elle l'exagère même à un point tel que dans certains cas ces lipoïdes diffus se concrètent en grains ou en lamelles, parfois en une véritable membrane enveloppant la vacuole (fig. E, pl. VI, en b; I). Plus tard, lorsque la vacuole a disparu, le centre de la plaquette vitelline conserve seul son caractère exclusivement protéique et l'on constate au contraire, à la périphérie, l'existence d'une couche plus ou moins épaisse de lipoïdes; cette couche est rarement uniforme, elle présente dans la majorité des cas un maximum d'épaisseur à l'équateur des plaquettes. Il est à remarquer que parallèlement à l'enrichissement du vitellus en lipoïdes, se produit un appauvrissement de la zone cytoplasmique périvitelline en lipoïdes diffus; ces deux phénomènes coïncident, nous y insistons, avec la disparition des vacuoles.

III. — *Techniques d'imprégnation métallique.*

Les techniques argentiques donnent les résultats suivants : dans les très jeunes ovocytes, le *vacuome* est électivement et impeccablement imprégné sous forme d'un groupe parfaitement polarisé de dictyosomes (pl. VI; en A; G). Dans des ovocytes plus âgés (pl. VI; en B) les dictyosomes se répandent dans le cytoplasme, les plus petits restant cependant au contact du noyau en lui formant une sorte d'auréole ou de croissant (G). Les plus volumineux présentent alors souvent un contenu fortement imprégné et hétérogène, granuleux, correspondant à ce que nous avons signalé au cours de l'examen vital; il s'agit évidemment d'un début de vitellogenèse (*vg*). On voit aussi dans ces cellules, des lacunes claires (*t*) qui peuvent être, soit des vacuoles non imprégnées, soit des boules de graisse. Au stade plus avancé figuré en C (pl. VI) nous constatons que le pourtour du noyau est toujours bordé de petits dictyosomes (G^1); ils paraissent bien naître *de novo* à ce niveau, car on ne saurait dans ce foyer d'intense prolifération, trouver trace de figures pouvant être interprétées comme des images de « dictyodiérèse ». Dans le cytoplasme sont dispersées des vacuoles plus volumineuses, à contenu granulaire (*vg*) ou homogène; dans ce dernier cas, il s'agit d'une plaquette de vitellus (*vi*) autour de laquelle le contenu vacuolaire fortement imprégné forme un croissant ou un anneau (G^2). Parmi ces différents éléments, sont disséminées quelques lacunes claires (*t*) provenant en majorité de la dissolution de globules graisseux.

A un stade plus avancé encore (pl. VI, D) l'œuf est déjà bourré de vitellus et cependant le foyer de prolifération dictyosomique persiste au contact du noyau; le nombre des petits dictyosomes est encore considérable (G^1). Beaucoup de plaquettes vitellines ont atteint leur degré de maturité définitif; elles ne présentent pas trace d'imprégnation (vi^2). Les vacuoles à grains de vitellus (vi^1) offrent le même aspect qu'au stade précédent avec leur cercle ou leur croissant dictyosomique (G^2). Quelquefois, au niveau de plaquettes encore envacuolées, on observe (en *a*, *b* et *c*) que, la vacuole étant restée vierge d'imprégnation, c'est le pourtour de la vacuole qui

est souligné d'un trait noir ou gris; il s'agit évidemment d'une imprégnation des lipoides cytoplasmiques périvacuolaires. Au reste, les mitochondries (*m*) sont, elles aussi, très fréquemment imprégnées. Enfin, dans l'œuf mûr, l'imprégnation est constamment négative.

Les techniques osmiques donnent dans l'ensemble (néanmoins d'une façon beaucoup moins constante) des résultats analogues et comparables, mais dans les stades avancés, on observe des images qui nous paraissent nécessiter quelques explications. Considérons en effet un ovocyte à un stade voisin du stade D de notre planche VI. On constate que la plupart des grandes plaquettes vitellines sont cerclées de noir, ce qui donnerait à penser au premier abord qu'il s'agit de l'appareil de Golgi car il y a une certaine similitude d'image entre cet aspect et celui que donnent les examens vitaux ou les imprégnations argentiques, mais un examen plus attentif fait ressortir que ce sont seulement les plus grandes plaquettes, par conséquent les plus mûres, qui sont ainsi imprégnées. La comparaison de ce résultat avec ceux que nous ont fournis les techniques microchimiques ne peut laisser aucun doute : ce qui est imprégné, ce n'est pas le vacuome, ce sont les lipoides vitellins adsorbés à la surface des plaquettes les plus mûres. En ce qui concerne les plaquettes plus petites, il arrive parfois que le vacuome est imprégné en totalité comme dans les techniques argentiques. Il est beaucoup plus fréquent de trouver les plaquettes au sein d'une vacuole incolore (pl. VI; en E, b; *v*). Mais celle-ci est littéralement bordée par une ligne noire résultant de l'imprégnation des lipoides périvacuolaires et aussi de leur démasquage à ce niveau; des coupes tangentielles montrent en effet l'existence d'une sorte de membrane analogue à celle que nous avons observée par les techniques de démasquage (pl. VI; en E, b; *m*). Une figure fréquemment rencontrée est aussi celle que nous avons reproduite en E, c (pl. VI); la surface de la plaquette est légèrement imprégnée (*i*), les lipoides périvacuolaires le sont également (*l*); la vacuole (*v*) est partiellement noircie; ainsi est réalisée une transition entre le cas précédent et l'imprégnation totale, beaucoup plus rare avec ces techniques qu'avec les techniques argentiques (pl. VI, en E, *d* et *d'*; G).

En résumé, dans l'ovocyte d'*Aplysia*, le vacuome fournit, par imprégnation, des dictyosomes typiques; ceux-ci localisés, au

début, à l'un des pôles du noyau, se répandent ensuite dans tout le cytoplasme en même temps que les éléments du chondriome. Les plaquettes vitellines se forment dans les éléments du vacuome par condensation d'une substance protéique; cette condensation s'accompagne d'une déshydratation amenant progressivement la disparition de la vacuole. Lorsque la plaquette est ainsi déshydratée, elle adsorbe littéralement les lipoïdes précédemment accumulés au contact de la vacuole et se les incorpore, tout au moins superficiellement. La graisse naît *per se* au sein du cytoplasme; le chondriome ne joue aucun rôle direct dans la formation des enclaves. L'œuf mûr se montre incolorable par le rouge neutre; il n'est pas non plus imprégné par les techniques usuelles de l'appareil de Golgi.

OVOGENÈSE DE *CHRYSAORA HYSOCELLA*.

Chrysaora est abondante à Roscoff où l'on a toute facilité de suivre sur un même animal les différents stades de l'ovogenèse et du développement jusqu'au stade *planula*. La cytologie de cette Méduse n'a jamais été étudiée mais, comme on le verra, les résultats que nous avons obtenus sont, sur plusieurs points, voisins de ceux de **Tsukaguchi** (1914) sur *Aurelia aurita*.

Les ovogonies et ovocytes de *Chrysaora* sont en quelque sorte suspendus dans la mésoglée et attachés à l'endoderme par une assise de cellules endodermiques plus élevées que leurs congénères et que nous appellerons cellules du suspenseur. Il en est de même d'ailleurs pour *Aurelia* et **Tsukaguchi** les a figurées ou tout au moins a figuré les réserves qui les encombrant sans en reconnaître ni la nature ni l'origine. De ce suspenseur partent des cellules endodermiques qui viennent constituer à l'ovogonie, à l'ovocyte ou à l'œuf mûr un follicule; ces cellules folliculaires sont-elles aussi chargées de réserves.

I. — *Examens vitaux.*

Un examen superficiel des produits sexuels femelles de cette Méduse, en place dans leur follicule, peut induire en erreur si l'on ne prend garde à la disposition que nous venons de décrire. En effet

(Pl. IV, fig. 6), les cellules du suspenseur font une saillie assez considérable dans le cytoplasme des cellules sexuelles de sorte que, vues sous un certain angle, les inclusions qui les bourrent paraissent faire partie de l'élément sexuel. On trouve dans ces cellules une assez grande quantité de graisses localisées surtout à leur partie basale; à leur partie apicale sont accumulées des vacuoles en grand nombre, plus ou moins colorées par le rouge neutre et contenant souvent des grains assez condensés et incolores par le rouge neutre. Les éléments du chondriome sont répartis entre ces diverses formations. De plus, les cellules folliculaires, aplaties mais bourrées également d'inclusions et de vacuoles, recouvrent entièrement la cellule sexuelle.

Une mise au point plus profonde permet cependant d'observer les constituants de cette dernière. Dans les ovogonies ou les très jeunes ovocytes, le noyau est fortement excentrique, et dans le large espace qu'il laisse libre, on trouve (Pl. IV, fig. 6) un vacuome comprenant de nombreuses vacuoles de différentes tailles, les unes petites et fortement colorées de façon homogène, les autres plus volumineuses et présentant souvent l'aspect de grains rhagiocrines; ce sont évidemment des grains de vitellus en voie de formation et ayant déjà subi un certain degré de condensation. Entre ces éléments sont disséminés des éléments du chondriome, mitochondries ou courts bâtonnets, plus particulièrement groupés autour de chaque vacuole. A un stade plus avancé le protoplasme est déjà bourré de grains de vitellus mûrs et incolores par le rouge neutre, surtout abondants à la périphérie de l'ovocyte tandis que la région juxtanucléaire renferme plus particulièrement de petites vacuoles à coloration homogène ou à croissants, dont le contenu évolue progressivement vers la formation de nouveaux grains de vitellus. Quelques boules de graisse sont répandues au milieu des éléments du vacuome. Entre ces derniers on rencontre en outre de nombreux chondriosomes, sous forme de grains, chaînes de grains ou filaments.

Enfin, dans l'œuf, au voisinage de la maturité, le vacuome a totalement disparu; les grains de vitellus occupent en grande quantité le cytoplasme, ils sont complètement incolores par les colorants vitaux. Signalons que les cellules du suspenseur loin de s'atrophier semblent, de même que les cellules folliculaires, avoir augmenté

de volume et s'être chargées de nouvelles réserves; elles présentent un beau vacuome nettement polarisé, dont certains éléments, tout au moins dans les cellules du suspenseur, sont énormes.

II. — *Techniques mitochondriales et microchimiques.*

Nos résultats sont entièrement superposables à ceux de **Tsukaguchi** dont les dessins sont tout à fait remarquables. Cet auteur n'a malheureusement pas reconnu les cellules du suspenseur et les cellules folliculaires, de sorte qu'il décrit et figure comme appartenant à l'ovocyte des granulations grisâtres ou jaunâtres qui ne sont autres que les produits de réserve des cellules en question. De plus, nous attribuons à une idée *a priori* la description des images de transition entre chondriosomes et grains de vitellus, images qui lui font supposer, sans que cependant il y insiste trop, une formation de ces derniers aux dépens des premiers. Ses figures montrent, au reste, parfaitement les vacuoles qui existent autour des grains de vitellus; elles mettent de plus admirablement en évidence (sa fig. 11, par exemple) le groupement caractéristique des chondriosomes autour d'une ou de plusieurs ébauches vitellines. On ne peut en réalité trouver aucune image de transition vraiment nette entre ces ébauches et les chondriosomes; il y a même le plus souvent par la technique d'Altmann et surtout celle de Volkonsky une différence de coloration tranchée entre ces deux catégories d'éléments: les plus petits grains de vitellus sont plutôt jaunâtres ou bleuâtres et c'est au contraire en mûrissant qu'ils deviennent de plus en plus fuchsinophiles. On reconnaît d'ailleurs ce que nous venons d'avancer sur la figure 12 de **Tsukaguchi** où les plus petits grains sont jaunâtres et les plus volumineux rougeâtres.

Les techniques lipoïdiques montrent que les jeunes grains envacuolés sont totalement dépourvus de lipoïdes tandis que les plus gros, ceux qui ont perdu leur vacuole, présentent une légère coloration superficielle, indice d'une fixation à ce niveau d'une minime quantité de ces substances. Le vitellus, dans ce cas encore, paraît donc être, au début, exclusivement protéique.

III. — *Techniques d'imprégnation métallique.*

Nous ne nous étendrons pas longuement sur ces techniques parce qu'elles correspondent (tout au moins les argentiques) trait pour trait aux examens vitaux et qu'elles fournissent des résultats très semblables à ceux que nous avons apportés dans les ovogenèses et vitellogenèses d'*Helix* et des Nudibranches. Ici encore, en effet, l'appareil de Golgi (les dictyosomes) résultant de l'imprégnation du vacuome, donne manifestement naissance au vitellus; les dictyosomes disparaissent peu à peu, de telle sorte que l'œuf mûr se montre absolument dépourvu d'appareil de Golgi, comme dans l'examen vital il apparaissait dépourvu de vacuome.

*
* *

Les résultats que nous venons d'exposer sont en parfait accord avec ceux qu'a publiés d'autre part **Marguerite Parat** (1927) pour *Paracentrotus lividus*. Chez cet Oursin en effet, l'auteur a pu mettre en évidence la naissance du vitellus aux dépens du vacuome; elle a pu en outre imprégner ce dernier sous forme de dictyosomes (appareil de Golgi). Dans son cas également, il s'agit d'un vitellus exclusivement protéique au début de sa formation, mais s'imprégnant de lipéïdes à la fin de sa déshydratation. Les mêmes résultats sont en désaccord au contraire avec ceux que nous avons obtenus avec **Bhattacharya** sur l'ovogenèse des Ascidies (1926) où nous avons vu la première ébauche vitelline apparaître au niveau des chondriosomes; cette observation fait tache au milieu des autres, et nous nous proposons de la reprendre ultérieurement car nous n'envisageons maintenant qu'avec une certaine défiance ce résultat aberrant. Cette méfiance nous paraît d'autant plus fondée que nous avons vu à cette époque le vitellus se colorer par le rouge neutre, à partir d'un certain stade, et que nous nous demandons à l'heure actuelle si le stade précédent ne nous aurait pas échappé à un moment où notre attention n'avait pas encore été attirée par un ensemble de faits vraiment imposant. Il est dans tous les cas intéressant de rappeler que nous avons pu vérifier chez ces Ascidies (*Ciona intestinalis* en particulier) les observations d'**Hirschler** rela-

tives à la coïncidence d'apparition de la réaction basophile du cytoplasme avec l'état complexe de l'appareil de Golgi (vacuome); cette coïncidence est d'autant plus frappante que selon les observations d'**Hirschler** et les nôtres, la diffusion dans le cytoplasme des éléments de Golgi (vacuoles) s'accompagne toujours de la disparition de cette réaction basophile. Nous en avons conclu avec **Bhattacharya** qu'au cours de l'ovogénèse, le vacuome « phase cellulaire riche en eau joue un rôle important dans les échanges nucléoplasmiques, qu'il peut être le vecteur de produits solubles issus du noyau et jouer le rôle d'intermédiaire entre ce dernier et le vitellus ». Nous n'avons aujourd'hui rien à retrancher à cette opinion car si le matériel d'Ascidies est particulièrement favorable à l'étude de ces phénomènes, il n'en est pas moins vrai que nous avons pu les retrouver, à l'intensité près, dans un grand nombre de cas. Nous n'avons, au cours de nos recherches, jamais observé d'issue indiscutable de produits nucléolaires granuleux ou volumineux dans le cytoplasme et nous pensons qu'il y a plutôt diffusion de produits chromatiques; à cette diffusion, mise en évidence par le changement de réaction du cytoplasme et coïncidant généralement avec un stade de diffusion du vacuome, succède un processus de disparition de la réaction basophile, contemporaine de la formation du vitellus.

Nous avons en outre étendu nos recherches, jusque-là consacrées aux Invertébrés, à un certain nombre de Vertébrés. Quelques-uns de nos résultats ont paru, en collaboration avec **Hope Hibbard** (1927); nous nous réservons de les publier *in extenso* plus tard. D'autre part, **Hope Hibbard** a poursuivi de nombreuses et soigneuses investigations sur l'ovogénèse et la vitellogénèse du Discoglosse; quelques-uns de ses résultats ont déjà vu le jour (1927-1928). De l'ensemble de ces travaux nous pouvons extraire les principes généraux suivants : comme chez les Invertébrés, le vacuome présent dans le jeune ovocyte sous forme d'éléments isolés (dictyosomes) forme le plus souvent, de concert avec le chondriome, un groupement complexe qui n'est pas autre chose que le corps de Balbiani. Ceci est en accord avec ce que nous avons antérieurement affirmé avec **J. Painlevé** à propos de l'ovogénèse de l'*Axolotl* (1925 b). Cette relation est fréquente, elle n'est cependant pas indispensable

et, de même que chez les Ascidies (**Hirschler, Parat et Bhattacharya**), il peut arriver que le chondriome forme un groupe compact au contact ou autour du groupe compact des éléments vacuolaires; il semble qu'il en soit ainsi chez certains Oiseaux (**Brambell**, nous-même).

A un stade ultérieur se produit une dispersion des éléments vacuolaires et chondriosomiques dans tout l'ovocyte; cependant alors que l'état dispersé est de règle pour le chondriome, cet état fait place rapidement, en ce qui concerne le vacuome, à une localisation presque exclusivement périphérique. Il ne peut faire de doute qu'à ce stade s'effectuent des échanges importants entre les cellules folliculaires et l'ovocyte, se traduisant par une apparition dans la zone périphérique occupée par le vacuome, d'un très grand nombre de vacuoles néoformées. Ce phénomène nettement observable sur le frais se retrouve parfaitement sur les préparations imprégnées; la néoformation de vacuoles se traduit en effet dans ce dernier cas par l'apparition de nouveaux corps de Golgi (*appareil de Golgi du type 2* de **Brambell**) et **Bhattacharya** (1925) a pu saisir à l'aide des imprégnations le passage d'une substance argentophile au travers des pores de la *zona radiata*.

Aux environs de cette période, commence la formation du vitellus au sein des éléments vacuolaires. Cette vitellogénèse est donc centripète, contrairement à la vitellogénèse de tous les Invertébrés que nous avons étudiés, où ce processus est nettement centrifuge. Le chondriome ne prend aucune part directe à la formation du vitellus; on le trouve seulement en quantité notable au contact des vacuoles vitellogènes; il forme même comme une sorte de feutrage périvacuolaire. Le vitellus est au début exclusivement protéique; il ne renferme pas de lipoïdes, mais au fur et à mesure qu'il se déshydrate et que les vacuoles (imprégnables sous forme de dictyosomes) disparaissent, on voit apparaître, à la surface de chaque plaquette, des lipoïdes en quantité plus ou moins considérable.

Lorsque la vitellogénèse est achevée, on ne trouve plus trace de vacuome de même qu'avec les imprégnations il est impossible de mettre en évidence un appareil de Golgi.

Les graisses ou lipoïdes qui ont pu se former au cours des processus que nous venons de décrire sommairement, nous ont toujours paru

se former *per se* au sein du cytoplasme, sans intervention directe d'un constituant cellulaire.

Enfin, chez les Invertébrés, nous n'avons jamais pu nous convaincre de l'issue de produits grossièrement figurés hors du noyau. Il est indiscutable néanmoins que des produits diffusent du noyau dans le cytoplasme. **Hope Hibbard** vient d'apporter (1928) une importante contribution à l'étude de ce processus en montrant chez le Discoglosse, à l'aide de la *réaction nucléale*, un enrichissement progressif du cytoplasme, puis des plaquettes vitellines, en acide thymonucléique ou en l'un de ses dérivés, aux dépens, semble-t-il, du matériel nucléaire. Elle a suivi ce processus *ab initio*, et observé dans de très jeunes ovocytes la localisation de la réaction au niveau du corps de Balbiani où se trouvent, on le sait, les éléments du vacuome; elle a de plus mis en évidence dans le cytoplasme à des stades plus avancés, une réaction nucléale diffuse, contemporaine de la réaction basophile de ce cytoplasme, contemporaine aussi de la dispersion des éléments du vacuome.

Il paraît donc évident que les échanges nucléoplasmiques jouent un rôle considérable au moment de la vitellogénèse mais nous ne pensons pas que ce soit sous la forme d'émissions brutales et grossières comme celles que **Ludford**, par exemple, croit trouver à l'origine du vitellus protéique, du « N-Yolk ».

D'ailleurs, nous nous trouvons tout naturellement amené à critiquer sévèrement les travaux de l'école de **Gatenby** qui ont, comme l'a judicieusement fait remarquer **Harvey**, apporté plus de confusion que de clarté dans la question de la vitellogénèse. Et nous nous trouvons d'accord avec **Bowen** pour affirmer que les processus ont beaucoup plus d'uniformité que ne le pensent **Gatenby** et ses élèves. L'origine de cette confusion doit être trouvée surtout dans le fait que ces auteurs ont appliqué le terme vitellus à des matériaux hétéroclites. Pour nous, nous nous refusons à appeler vitellus tout ce qui a les caractères d'une graisse ou d'un lipide à l'état pur, étant donné que ces substances se retrouvent aussi bien dans un grand nombre de cellules somatiques, où l'idée ne viendra pas à l'esprit de les appeler vitellus. Un vitellus est essentiellement caractérisé par sa teneur élevée en substances protéiques, en *vitellines* et par le caractère particulier que prennent au point de vue morphologique

et physico-chimique ces substances protéiques : elles se présentent en effet, on le sait, sous la forme de sphérules, de tablettes, de plaquettes ou de disques ayant une apparence cristalloïde le plus souvent parfaitement nette, et aussi une réfringence spéciale. Ce vitellus ainsi défini peut à un moment donné de son évolution ne pas rester exclusivement protéique et annexer à son substratum des substances grasses; il donnera à ce moment des réactions plus ou moins fortes, caractéristiques de ces substances qui l'imprègnent. Quelle différence établira-t-on alors entre ce vrai vitellus et les graisses ou lipoides baptisés également vitellus? En appelant ces derniers « vitellus gras »? Mais le premier ne renferme-t-il pas des graisses également? Il est en effet assez rare dans la série animale de trouver des vitellus vrais qui, à la fin de leur évolution, soient restés exclusivement protéiques; c'est peut-être le cas pour l'Escargot. Or, nous avons vu que dans ce cas précis, c'est la graisse qui a été baptisée vitellus par **Brambell**, alors que le vrai vitellus, le vitellus exclusivement protéique, restait inaperçu par l'auteur. Nous n'avons pas étudié personnellement le cas de l'œuf de *Patella*, et nous nous déclarons incapable de comprendre ce qui s'y passe en nous servant des documents de l'école de **Gatenby**. En effet, d'après les dessins de **Ludford** et ses descriptions, il semble bien que les disques vitellins qu'il décrit et figure sont du vrai vitellus à substratum essentiellement protéique, mais qui au bout d'un certain temps d'évolution adsorbent des lipoides et prennent de ce fait une coloration, rouge avec le Soudan, noire après action prolongée de l'acide osmique. Or, **Brambell** déclare à propos du même objet : « I think from their reactions that these Golgi yolk spheres of *Helix* and *Patella* are fatty in nature and that they probably do not contain protein substances. » Cette comparaison entre le soi-disant vitellus d'*Helix* décrit par **Brambell** et qui n'est, répétons-le, que de la graisse et le vitellus de *Patella* qui nous paraît être d'après les descriptions de **Ludford** du vrai vitellus, est pour le moins inquiétante. Quand, à ces questions fort importantes de nomenclature mettant en cause la nature même du vitellus, s'ajoute la question de l'origine de cette enclave, la confusion due à l'école de **Gatenby** atteint son comble; nous avons vu qu'il s'y mêle d'autre part des erreurs d'observation (**Brambell** sur *Helix*). De cet ensemble est née la suggestion de **Gatenby** de classer les

vitellus, en M-, G-, N- et C-Yolk. Nous pensons avec **Bowen** que le processus de vitellogénèse est, dans son ensemble, beaucoup plus uniforme dans la série animale que ne sembleraient l'indiquer les résultats de **Gatenby** et de ses élèves.

Tout d'abord, en ce qui concerne le « fatty yolk », c'est-à-dire, à nos yeux, les graisses, huiles et lipoïdes, nous les avons toujours vus naître au sein du cytoplasme, *sans intervention directe des constituants cytoplasmiques*. Il n'y a même fréquemment aucune relation topographique entre ces constituants et ces enclaves (cf. le cas d'*Helix*). Nous ne pouvons donc souscrire à cette opinion qu'il s'agit d'un « G-Yolk »; ce serait bien plutôt un « C-Yolk », si nous lui conservions l'épithète de « vitellus » et si nous adoptions la terminologie de **Gatenby**. Aussi, devons-nous repousser l'opinion de **Nath** que le « vacuome » est à l'origine de cette catégorie d'enclaves; le vacuome ou son équivalent sur préparations fixées, l'appareil de Golgi, ne donne jamais naissance à un « fatty yolk » par « déposition à son intérieur de graisse non saturée qui se teint en noir par le Flemming sans acide acétique ».

Quant au vitellus proprement dit, nous l'avons toujours vu naître (toutes réserves faites pour le cas des Ascidies) au sein des éléments du vacuome, par condensation du contenu de ces derniers, ce contenu étant exclusivement protéique¹. La condensation s'accompagne naturellement d'une déshydratation qui se traduit par la disparition progressive de l'élément vacuolaire à tel point que dans beaucoup de cas le vacuome (appareil de Golgi), a complètement disparu de l'œuf mûr. Ce phénomène morphologique est, remarquons-le, parfaitement en accord avec la notion chimique bien connue de la faible teneur en eau du vitellus (évaluée à 7 p. 100 chez la Grenouille par exemple). A partir du moment où l'enclave vitelline a perdu son enveloppe aqueuse, elle peut, dans certains cas, adsorber les lipoïdes ou les graisses qui se trouvaient auparavant accumulés au contact de la vacuole; elle peut s'imprégner en quelque sorte de ces matériaux, en plus ou moins grande abondance, et donner alors les réactions de colorabilité qui justement les caractérisent. Elle n'en reste pas moins un élément à substratum protéique. Après ce

1. L'exclusion porte sur les graisses et les lipoides et non pas naturellement sur les éléments minéraux, nucléiniques, etc... qui pourraient venir s'accumuler dans le vacuome.

que nous venons d'exposer, nous devrions, si nous utilisions la terminologie de **Gatenby**, appeler ce vitellus un « G- + C-Yolk » puisqu'il emprunte à la fois à l'appareil de Golgi et au protoplasme fondamental les matériaux nécessaires à sa formation. Or, l'école de **Gatenby** en fait un « N-Yolk ». Devons-nous rejeter cette opinion? Oui, sous cette forme exclusive; certainement non, si nous considérons que tous les faits observés par **Hirschler**, par **Bhattacharya** et nous-même, par **Hope Hibbard**, sans parler des innombrables auteurs qui ont remarqué des émissions de substance chromatique, nous incitent à penser que le vacuome est le lieu où viennent vraisemblablement se condenser ces matériaux nucléaires, apportant leur contribution à l'édification du complexe vitellin.

Pour nous résumer, nous pourrions dire en somme que le vitellus proprement dit peut, selon les cas, être un « G- + N-Yolk » ou « vitellus G + N » (cas du vitellus exclusivement protéique) ou bien un « G- + C- + N-Yolk » ou « vitellus G + C + N » (cas du vitellus lipo-protéique).

IX. — DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

De nombreux auteurs ont étudié les cellules embryonnaires les plus diverses, mais il n'en est que trois qui aient cherché avant nous à suivre, depuis l'œuf jusqu'à la larve, le comportement d'un constituant cellulaire comme l'appareil de Golgi. Ce sont **Hirschler** (1918), **Gatenby** (1918) chez la Lymnée et **Nihoul** (1925) chez la Lapine.

D'après **Gatenby**, on trouve dans l'ovocyte de *Limnaeus stagnalis* un certain nombre d'éléments de Golgi, chaque élément étant formé d'une sphère d'archoplasme, limitée d'un côté par deux bâtonnets qui se touchent. Ces éléments sont disséminés dans le cytoplasme, sans localisation spéciale. On les retrouve tels quels dans les premiers blastomères, et sans polarisation spéciale. Ce n'est qu'après la formation de la gastrula qu'ils manifestent une polarisation supranucléaire.

Presque en même temps que **Gatenby**, **Hirschler** étudiait le même objet et arrivait à des résultats analogues. L'appareil est visible au stade deux blastomères sous forme d'éléments isolés, lamelleux,

membraneux, qui, à cause de la transparence du noircissement sous forme lamelleux, membraneux, qui à cause de la transparence du noircissement se montrent en coupe optique sous forme de filaments, de demi-anneaux ou d'anneaux; il en est de même au stade 4-8 blastomères. A ce stade, l'auteur a observé des divisions de blastomères et constaté que l'appareil reste diffus dans la cellule et passif sans présenter d'attraction spéciale pour le centrosome. Dans de jeunes gastrula, les cellules des feuilletts montrent toujours un appareil diffus en forme de « gebogenen Lamellen » ou d' « offenstehenden Schalen und Hohlkugeln ». A partir du stade gastrula, l'appareil est polarisé dans les organes du côté de la lumière. Dans les cellules épithéliales ciliées de la bouche, de l'œsophage, du bord du manteau et du velum, l'appareil est nettement polarisé vers l'extérieur. **Hirschler** étudie en même temps l'évolution mitochondriale et montre que la constitution et la localisation du chondriome le séparent nettement de l'appareil de Golgi. En ce qui concerne la structure de ce dernier l'auteur insiste sur sa constitution vésiculaire ou lamelleuse à tous les stades et sur l'existence d'une « Apparathülle » et d'un « Apparat inhalt ».

Comme **Gatenby** et **Hirschler**, **Nihoul** trouve qu'il y a continuité entre l'appareil de Golgi de l'œuf et celui des cellules embryonnaires.

Nous avons, dans le chapitre précédent, étudié l'ovogénèse de deux Mollusques Nudibranches : celle d'*Aplysia punctata* et celle de *Polycera quadrilineata*; nous avons vu que le vacuome était parfaitement imprégné sous forme de dictyosomes ou de « corps de Golgi » et qu'il donnait naissance au vitellus, puis que sa régression commençait en même temps que se condensait le vitellus et qu'enfin cette condensation amenait la disparition des éléments du vacuome dans l'œuf mûr.

La fécondation n'entraîne aucun changement et, dans les deux espèces citées, au stade à 12 cellules par exemple, on ne constate aucune coloration par le rouge neutre, ni des macromères ni des micromères. Les techniques d'imprégnation métallique ne peuvent démontrer la moindre trace d'appareil de Golgi dans de telles larves.

Lorsque la gastrulation commence et que les micromères tendent à proliférer pour envelopper les macromères on remarque un début

de coloration des plaquettes vitellines des micromères, mais cette coloration n'est franche que lorsqu'un véritable feuillet ectodermique est constitué. On observe alors dans ces cellules l'existence de vacuoles colorées *in toto* localisées exclusivement au pôle apical; la plupart des grains de vitellus sont alors entourés d'une vacuole qui se présente, soit sous la forme d'un croissant, soit sous la forme d'un anneau complet ou d'un double croissant. Les grains lipoides qui étaient, antérieurement, relativement rares, augmentent nettement de nombre et s'accumulent à la base des cellules, au-dessous du noyau. Ces grains lipoides sont colorés en bleu verdâtre par le bleu de Nil; ils sont conservés par les techniques de Dietrich et de Ciaccio. Quant aux macromères A, B et C, ils ne présentent aucune coloration; quelques plaquettes vitellines commencent à se colorer dans le macromère D en voie de division, mais cette coloration est encore extrêmement faible.

A un stade un peu plus avancé on constate une digestion de plus en plus forte des réserves vitellines dans les cellules ectodermiques; cette digestion se traduit par une plus grande abondance de vacuoles, une diminution de la taille et du nombre des plaquettes vitellines, un accroissement de la quantité de lipoides, qui s'accumulent à la base des cellules. Les vacuoles sont localisées le plus souvent entre le noyau et l'apex de la cellule, mais étant donné l'extrême aplatissement de cette dernière il arrive qu'elles se logent de chaque côté du noyau; dans tous les cas, on n'en observe jamais dans la région infranucléaire. Les macromères A, B et C restent absolument incolores; le macromère B a déjà donné un grand nombre de cellules entodermo-mésodermiques dont les plaquettes montrent une assez forte coloration par le rouge neutre. Cette coloration est globale ou consiste en l'apparition de croissants ou d'anneaux fortement colorés en rouge. Les imprégnations métalliques à ce stade donnent des résultats absolument superposables aux aspects vitaux; on observe en effet que l'imprégnation est exactement parallèle à la coloration par le rouge neutre: tout ce qui est incolore après coloration vitale est à peine teinté par l'argent ou l'osmium. Tout ce qui est fortement coloré sur le vivant est fortement imprégné en noir; il existe toute une gamme de tons, du gris au noir, comme il existe sur le vivant une gamme de teintes, de l'incolore et du rose pâle

au rouge foncé. La figure XLI est une coupe de gastrula avancée dans laquelle les cellules épithéliales (*Ect.*) montrent un appareil déjà constitué par des corps de Golgi isolés et localisés au-dessus du noyau ou sur ses côtés. Les macromères A et B sont légèrement teintés en gris; les cellules entodermo-mésodermiques sont au contraire assez fortement colorées, leurs plaquettes vitellines



FIG. XLI. — Gastrula avancée d'*Aplysia punctata*.

A et B : macromères;
EM : cellules entodermo-mésodermiques;
Ect : cellules épithéliales.

ayant pris l'imprégnation le plus souvent *in toto*, et de façon assez énergique.

Poursuivant notre examen sur le vivant, nous voyons bientôt l'invagination préconchylienne se former, puis c'est le tour de la glande coquillière dans laquelle se différencient des cellules hautes dont les réserves sont presque complètement digérées et qui sont pourvues d'un vacuome polarisé, tandis qu'une assez forte proportion de lipoides est accumulée dans la zone infranucléaire. Les cellules anales font saillie à la surface de l'ectoderme; elles ont fortement emmagasiné le rouge neutre dans une ou plusieurs grosses vacuoles où le colorant se précipite, et souvent cristallise. Le rein

céphalique se montre très fortement coloré, il est souvent plein de concrétions. Il tranche par sa coloration sur les cellules incolores environnantes.

A un stade ultérieur, par exemple au stade de larve véligère, on est frappé du contraste qui se manifeste dès l'abord entre la partie antérieure de la larve et sa partie postérieure. La partie antérieure en effet est fortement colorée par le rouge neutre tandis que la partie postérieure est au contraire très pâle; c'est naturel, puisque la partie céphalique est presque exclusivement épithéliale et que les cellules qui constituent le velum et le pied ont pris un développement considérable en même temps qu'elles digéraient activement leurs réserves. En ce qui concerne au contraire la partie postérieure, les cellules qui vont constituer les premiers rudiments d'organes sont dérivées des macromères A, B et C qui, nous l'avons vu, ont un retard considérable sur les cellules ectodermiques dans la digestion de leurs réserves.

Les cellules épithéliales du velum et du pied, en raison de leur hauteur et des conditions d'examen très favorables qu'elles présentent, fournissent un matériel d'études parfait, surtout chez *Polycera* qui possède des plaquettes vitellines de grande taille. On remarque à ce stade que la partie apicale des cellules est bourrée de petites vacuoles colorées *in toto* par le rouge neutre; mêlées à elles, mais souvent aussi à un niveau plus bas dans la cellule, se trouvent des vacuoles dans lesquelles on distingue un corps réfringent qui n'est pas autre chose qu'un globule vitellin ou un fragment de globule. De telles vacuoles présentent absolument l'aspect de vacuoles rhagiocrines. Plus bas enfin, on observe de grosses plaquettes vitellines, les unes incolores, les autres envacuolées. Ce dernier terme est exagéré : il s'agit plutôt d'une véritable adsorption d'eau à la surface des plaquettes, sans que la plaquette soit totalement incluse dans une vacuole complète. On observe alors des formations en arc ou en croissant, ou des calottes épaisses, ou des vésicules colorées par le rouge neutre. Certaines de ces vésicules semblent avoir tendance à se séparer du corps de la plaquette et à émigrer à la partie apicale de la cellule. Au contact des plaquettes on trouve fréquemment de petites boules lipoïdes et ces boules manifestent une tendance inverse, à savoir une migration vers la base de la cellule; on trouve

en effet de telles boules accumulées dans la zone infranucléaire. Ces lipoides donnent une réaction positive avec les techniques de Dietrich et de Ciaccio, ils prennent une coloration bleu verdâtre avec le bleu de Nil.

Dans le corps de la larve, les cellules du rein primitif se détachent par la coloration intense de leur contenu; la résorption du vitellus est extrêmement précoce dans ces cellules et bientôt elles se chargent de concrétions souvent naturellement pigmentées, mais qui de toutes façons prennent le rouge neutre avec vigueur. Les sacs hépatiques, surtout le gauche, sont fort peu colorés; celui de droite présente une coloration faible de quelques-unes de ses plaquettes. Cette coloration est totale et uniforme; il en est de même des plaquettes de l'intestin et de l'estomac, et aussi de celles du rein définitif.

A partir de ce stade d'ailleurs, la résorption du vitellus va aller en s'accroissant rapidement dans les sacs hépatiques et les organes abdominaux. Les stades de résorption sont exactement analogues à ceux que nous avons décrits dans les cellules épithéliales et ce n'est guère qu'à une période très voisine de l'éclosion, quelquefois avant, le plus souvent après elle que cette résorption sera entièrement achevée et que le vacuome définitif, tant dans les cellules épithéliales que dans les cellules des différents organes, sera totalement constitué. La larve qui avait jusque-là vécu uniquement de ses réserves va maintenant se nourrir aux dépens des particules nutritives contenues dans l'eau ambiante.

Les imprégnations métalliques donnent au stade véligère que nous venons d'observer vitalement des résultats homologues de ceux que fournissent les colorants vitaux. On trouve la plupart des vacuoles imprégnées *in toto*; les grains de vitellus le sont seulement partiellement et montrent des croissants ou des arcs, ou des granules chromophiles, la substance vitelline proprement dite étant le plus souvent chromophobe. A la fin de l'éclosion, ou au stade de larve libre, l'appareil de Golgi est définitivement constitué sous forme de « corps de Golgi » ou de dictyosomes comparables à ceux que Hirschler a décrits dans le développement de la Lymnée (voir notre figure XLII).

Ayant étudié précédemment l'ovogénèse de la Méduse *Chrysaora hysocella* et ayant montré que, comme chez les Nudibranches *Aplysia*

et *Polycera*, l'œuf mûr est dépourvu de vacuoles, celles-ci ayant progressivement disparu au fur et à mesure de la condensation du vitellus, nous allons maintenant étudier le développement embryonnaire de cette Méduse. (Cf. M. Parat, 1927 b).

La fécondation n'entraîne aucun changement appréciable tant au point de vue vacuome qu'appareil de Golgi : il est aussi impossible par les techniques d'imprégnation que par l'examen vital de découvrir la moindre trace d'appareil ou de vacuome. Les premiers

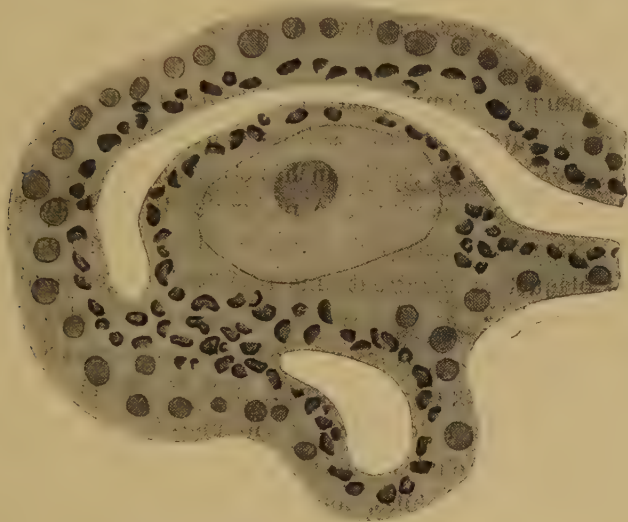


FIG. XLII. — (Empruntée à Hirschler) montrant les corps de Golgi dans des cellules embryonnaires de *Lymnaea*.

stades de la segmentation n'apportent eux non plus aucun changement; il faut arriver au stade blastula pour que l'on commence à apercevoir une légère teinte rose avec le rouge neutre. Cette teinte est localisée sur certains globules vitellins. A mesure que la blastula avance en âge, la coloration augmente (Pl. IV, fig. 7); les globules vitellins peu à peu se trouvent entourés d'une vacuole qui apparaît en coupe optique sous forme de croissant ou d'anneau; quelquefois, le globule présente à sa surface une ou plusieurs vésicules analogues à celles que nous avons décrites chez les Nudibranches. La digestion intravacuolaire du vitellus est tout à fait évidente au bout d'un certain temps : on observe en effet au milieu de vacuoles des frag-

ments sphériques ou semi-lunaires de vitellus, réfringents ou non, colorés par le rouge neutre; on peut observer plusieurs de ces corps vitellins au sein d'une même vacuole (Pl. IV, fig. 8). Certaines de ces figures rappellent étrangement celles que l'on peut observer au cours de la vitellogénèse.

Les images de désintégration vitelline au sein de vacuoles augmentent beaucoup dans la *planula* (Pl. IV, fig. 9), les dernières plaquettes vitellines qui soient restées intactes étant attaquées à leur tour, si bien qu'au stade scyphistome le vitellus est à peu près entièrement résorbé et que le vacuome de la cellule est définitivement constitué.

Les techniques d'imprégnation métallique (de préférence les argentiques) fournissent des résultats semblables à ceux que nous avons observés chez les Nudibranches et, d'autre part, entièrement parallèles aux examens vitaux. A partir du stade blastula en effet on voit certaines plaquettes vitellines se colorer *in toto* par l'argent, puis ces plaquettes montrent une périphérie argentophile et un centre clair. L'apex des cellules dans de vieilles blastulas et dans les planulas se montre occupé ainsi par de nombreux corps argentophiles dont les plus imprégnés se trouvent à la partie la plus distale. Lorsque la résorption des réserves vitellines est achevée, le pôle supranucléaire des cellules montre un nombre beaucoup plus restreint de corps argentophiles, dont la localisation est plus précise et dont les caractères sont ceux de l'appareil de Golgi de l'adulte.

Avant de résumer les observations que nous venons de rapporter, et d'en tirer quelques conclusions, nous voudrions rappeler que de son côté, **Marguerite Parat** (1927) a fait une étude complète du sort de l'appareil de Golgi au cours de la fécondation et de la segmentation chez *Paracentrotus lividus*, dont elle avait au préalable étudié l'ovogénèse. L'on a vu que chez l'Oursin en question, l'appareil, c'est-à-dire le vacuome, donne naissance au vitellus et qu'au lieu de disparaître complètement dans l'œuf mûr, il en persiste quelques éléments, perdus au milieu des granules vitellins. Ces éléments, après disparition momentanée et réapparition (**M. et M. Parat** 1927) sont répartis entre les différentes cellules au cours de la segmentation, mais augmentent de nombre à partir de la gastrula. Or, c'est à ce stade que commence la digestion du vitellus, et les examens vitaux

prouvent qu'à partir de ce stade, ce processus est analogue à celui que nous avons décrit chez les Nudibranches et chez *Chrysaora*. Enfin, dans le *pluteus*, la digestion du vitellus est à peu près complètement terminée dans toutes les cellules et le vacuome est définitivement constitué; il s'imprègne électivement par les techniques classiques, pour donner des « corps de Golgi » typiques.

Enfin, nous avons observé des phénomènes analogues dans le développement d'*Ascidia mentula* et aussi chez quelques Amphibiens; mais chez ces derniers les processus ont été examinés en détail par **Hope Hibbard** (1928).

Quels renseignements pouvons-nous tirer d'une telle étude? Tout d'abord le fait que si dans quelques cas il y a continuité entre l'appareil de Golgi de l'œuf et celui des cellules embryonnaires (**Gatenby**, **Hirschler**, **Nihoul**, **Marg. Parat pro parte**), il est d'autres cas où l'appareil ayant disparu de l'œuf est formé *de novo* dans les cellules embryonnaires. Toutes les figures observées ainsi au cours du développement concordent pour prouver que l'évolution, la localisation et la morphologie de l'appareil d'une part, décelé par les techniques d'imprégnation métallique, et du vacuome d'autre part mis en évidence par les colorations vitales, sont rigoureusement superposables. Or, le vitellus, produit de condensation du vacuome, nous a paru capable, au cours de son utilisation par les cellules de la larve, de donner naissance à nouveau à des éléments du vacuome. La substance, sans doute protéique et fortement hydratée, qui constitue ce dernier, qui réduit les métaux de façon sensiblement élective, et se colore par le rouge neutre *in vivo*, présente sans nul doute une parenté avec celle qui constitue le vitellus; n'avons-nous pu observer en effet tous les intermédiaires entre ce vitellus, tout d'abord incolore par le rouge neutre et par les imprégnations, et les éléments définitifs du vacuome intensément colorables par le rouge neutre et présentant une affinité quasi spécifique pour l'argent et l'osmium? On pourrait dire, en somme, que le vitellus se comporte comme de véritables « primordia des vacuoles ». Nos observations concordent d'ailleurs fort bien avec les observations antérieures de **Graeper** et de **von Möllendorff** (1918) lesquels ont observé, l'un l'embryon de Poule, l'autre les têtards d'Amphibiens. D'après **Graeper**, en effet, dans les cellules embryon-

naires du Poulet, se colorent de fins granules que l'auteur pense être des intermédiaires entre le « vitellus mort » et l'« albumine cellulaire vivante ». En faveur d'une naissance de « granula » cellulaires aux dépens du vitellus, parle surtout ce fait que dans ce dernier, des grains semblables se chargent de couleur peu avant sa résorption; la coloration des « granula » atteint toutes les cellules de l'embryon.

Contrairement aux travaux de **Fischel** qui étudia seulement certains stades de larves d'Amphibiens, **von Möllendorff** ayant suivi des séries de larves avec les colorations vitales au rouge neutre et au bleu de Nil, trouve une coloration des plaquettes vitellines : dans les tout jeunes stades (non encore éclos) les plaquettes sont colorées *in toto* de façon homogène. Au moment où les plaquettes disparaissent peu à peu des cellules, quand le têtard commence à se nourrir activement, elles se désagrègent en même temps qu'une substance colorable par les colorants vitaux diffuse de leurs corps; cette substance forme souvent autour des plaquettes un corps en croissant. En même temps, on constate dans les cellules qui les renferment de nombreux granula. Ces granula dérivent évidemment des plaquettes vitellines, dit l'auteur, et renferment les substances qui, auparavant, donnaient leur colorabilité caractéristique aux plaquettes; ces substances ayant ensuite diffusé, le reste des plaquettes est incolorable. Et **von Möllendorff** conclut : il ressort de ces travaux le fait important que d'une substance nutritive inconnue naissent des granula cellulaires typiques qui, par leur colorabilité avec le rouge neutre, montrent de toute évidence leur parenté avec le vitellus.

Il est d'autres auteurs qui de-ci de-là ont observé les mêmes phénomènes; quelques-uns ont affirmé sans preuve que la substance qui diffusait ainsi pouvait être un lipoïde. Il n'en est rien car il est impossible de déceler la moindre trace de lipoïdes là où justement se montrent les croissants ou des figures analogues, à la surface des plaquettes vitellines. Mais les réactions lipoïdiques mettent bien en évidence ce fait qu'au moment où diffuse la substance colorable par les colorants vitaux, se sépare en même temps de la plaquette une vraie substance lipoïdique qui vient s'accumuler peu à peu sous forme de grains à la base de la cellule, c'est-à-dire à l'opposé de l'endroit où est localisée la substance colorable par les colorants

vitaux. D'autre part il est nécessaire de préciser la nature et l'évolution de certains aspects vitaux. Comme **Möllendorff**, nous admettons que le début de la digestion du vitellus et de son hydrolyse correspond à une coloration *in toto* des plaquettes vitellines. Comme lui nous admettons qu'à partir de ce stade peut diffuser une substance responsable de la formation de « granula » qui pour nous sont des éléments du vacuome; la diffusion de cette substance se traduit par la présence au contact des plaquettes de figures en arcs, en calottes ou en croissants, ou de vésicules lesquelles restent un temps accolées à ces plaquettes. Mais nous avons vu qu'une véritable digestion intravacuolaire des plaquettes peut survenir en fournissant à l'observateur des images très analogues à celles des vacuoles rhagiocrines. Finalement ne subsiste dans la cellule que le système vacuolaire définitif, *sorte de résidu du métabolisme cellulaire embryonnaire*.

En résumé, le vitellus formé par condensation progressive des éléments du vacuome donne, par un processus en quelque sorte inverse de réhydratation et d'hydrolyse, naissance à un nouveau système vacuolaire lequel est colorable par les colorants vitaux basiques et est imprégnable par les techniques d'imprégnation métallique. Au contact des vacuoles ainsi néoformées s'accumulent des lipides cytoplasmiques et souvent aussi des éléments du chondriome.

TROISIÈME PARTIE

PARTIE EXPÉRIMENTALE

I. — LE pH CELLULAIRE.

L'historique de cette question, son importance pour la physiologie cellulaire et les procédés mis en œuvre pour la résoudre ont été exposés ailleurs (**Reiss**, 1926; **Parat**, 1928*b*) et nous n'y reviendrons pas. Cependant, débarrassant la liste des nombreux travaux qui lui ont été consacrés de tous ceux qui nous paraissent par trop sujets à caution, nous établirons, par ordre de techniques, le tableau suivant :

TECHNIQUES UTILISÉES	AUTEURS	OBJET	VALEURS DE pH
A) Procédés globaux :			
Purée congelée. . .	{ Vlès, Reiss, Vellingner.	Nombreux objets.	{ 5,0-6,5.
Technique électrométrique.			
B) Procédés intracellulaires :			
Pigments naturels . .	Crozier.	Chromodoris Zebra.	{ > 5,6- < 7,6.
	Pantin.	Amibes { endoplasme.	7,6-7,8.
Colorations vitales . .	P. Rous.	exoplasme.	7,2.
		Tissu conjonctif.	7,2.
	Harde et Henri.	Peau Souris.	7,4-7,6.
		Autres tissus	6,6.
		Jeunes Souris.	6,6-7,2.
		Souris adultes.	7,4-7,8.
	Petow, Wittkover et Pietrkowski.	Cellule hépatique.	6,7.
		Tissu conjonctif.	6,5-7,0.
		Cortex rénal.	4,3-5,8.
		Cellule de Kupffer.	< 5,8.
	Écrasement	les Needham.	Amibes.
Vlès, Reiss.		Nombreux objets.	5,0-6,5.
Delore.		Poumon.	6,0.
Micro-inclusion. . .	Schidtmann.	Nombreux objets.	6,2-7,8.
	les Needham.	Amibes.	7,6.
		Nyctotherus.	7,1.
		Oeuf d'Oursin.	6,5.
Micro-injection . .	Rapkine et Wurmser.	Oeuf d'Oursin.	7,2.
		Gl. sal Calliphora.	7,2.
	Chambers et Pollack.	Oeuf d'Asterias.	6,7.
	Buytendijk et Woerdemann.	Oeuf de Grenouille.	7,35.
Micro-électrode . .	Bodine.	Foie embryon Poule.	7,2.
		Ébauche cérébrale.	6,7-7,0.
		Oeuf de Fundulus.	6,39.

Ainsi dégagée des résultats obtenus sur la cellule végétale, résultats qui sont tous plus ou moins critiquables, la moyenne des mesures paraît se rapprocher beaucoup plus de la neutralité que dans un tableau similaire donné par **Reiss**. Les mesures de cet auteur, ainsi que toutes celles données par l'école de **Vlès** se rangent ainsi parmi les valeurs les plus basses que l'on rencontre dans la littérature. On sait du reste que pour **Vlès** et ses collaborateurs le *cytoplasme*

vivant est acide (5 à 6,5) et que *la mort s'accompagne d'une alcalinisation due à la fuite de CO²*.

La compétence de ces auteurs, l'abondance de leurs mesures, l'homogénéité de leurs résultats et l'apparente rigueur de leurs conceptions théoriques sont évidemment quelque peu impressionnantes. Mais les faits sont nettement en désaccord avec leurs vues et leur théorie.

Les colorations vitales fournissent en effet un premier contingent d'arguments contradictoires. Au cours de ces colorations, il n'est pas rare d'observer, et ce, dans une grande variété de cellules animales, le phénomène que l'on a nommé *coloration diffuse primaire*. Cette coloration est surtout évidente avec le rouge neutre; elle apparaît dès la pénétration du colorant dans la cellule, elle est donc quasi instantanée. Elle est aussi extrêmement fugace, le colorant ne tardant pas à être fixé par les éléments du vacuome et à disparaître complètement du reste du cytoplasme. La coloration diffuse primaire se montre également dans le cas d'autres colorants basiques comme le bleu de Nil, le bleu de Crésyl brillant, le bleu de Méthylène et le vert Janus, mais comme nous le verrons dans le chapitre suivant, les faits se compliquent, dans ces derniers cas, de phénomènes de réduction au sein du cytoplasme; ceux-ci n'entrent pas en cause avec le rouge neutre, qui est réduit à un potentiel plus bas que celui du cytoplasme. (Wurmser et Rapkine). D'ailleurs, l'addition d'eau oxygénée qui régénère partiellement ou totalement les autres colorants cités est sans effet dans le cas du rouge neutre. En réalité, ce colorant traverse rapidement le cytoplasme pour venir se fixer avec intensité et, nous l'avons vu, une certaine électivité, sur les éléments du vacuome. Si, pour une raison ou pour une autre, la cellule ainsi colorée subit une altération grave, on voit les vacuoles se décolorer et le rouge neutre diffuser dans le cytoplasme : c'est une *coloration diffuse secondaire et subléthale*. Ce n'est bientôt plus qu'une teinture histologique banale d'un élément mort dont le noyau, jusque-là incolore, est maintenant parfaitement mis en évidence.

Or, au début des trois stades que nous venons de décrire, le rouge neutre offre à l'œil attentif des virages extrêmement nets et variant avec chaque stade considéré. Les trois virages sont ins-

tantanés à condition naturellement que le colorant ne soit pas apporté à la cellule en quantité trop considérable. On peut, à la suite d'observations de cet ordre, dresser le tableau suivant qui vaut pour un très grand nombre de cellules animales et tout particulièrement pour les cellules de la glande salivaire de la larve du Chironome que nous prendrons souvent comme exemple.

STADE DE COLORATION	DURÉE DE LA COLORATION	COULEUR DU VIRAGE
a) Coloration diffuse primaire.	fugace	orangé.
b) Coloration du vacuome.	permanente durant la vie de la cellule.	rose.
c) Coloration subléthale.	persistance variable.	rouge cerise.

En comparant les teintes obtenues dans la cellule avec une échelle de tampons, soit par le procédé de Pantin, soit à l'aide de celui de Needham (tubes capillaires) ou mieux grâce au dispositif colorimétrique de Vlès, on obtient pour chacun des trois virages les valeurs moyennes suivantes :

a) Coloration diffuse primaire pH $\geq$ 7,0.

b) Coloration du vacuome pH $<$ 7,0.

c) Coloration subléthale. pH $\leq$ 6,0.

Dans le cas du Chironome, a) = 7,1-7,2; b) = 6,8-6,9; c) = 5,8-6,0.

Des ovocytes jeunes de *Triton marmoratus* nous ont donné : a) = 7,2-7,3; b) = 6,8-6,9; c) = 6,0; des œufs mûrs donnaient : a) = 7,2-7,3; c) = 5,0. Des cellules chordoïdes de jeunes tentacules de *Spirgraphe* présentaient : a) = 7,2; b) = 6,6; c) = 5,0. Des cellules intestinales de *Naïdés* et d'*Enchytrœdés* nous donnaient : a) = 7,0; b) = 2,0 à 4,0; c) = 2,0. Nous avons trouvé dans des ovocytes jeunes d'*Ascidia mentula* : a) = 6,6-6,8; b) = 5,0; c) = 4,0, et dans des œufs mûrs : a) = 6,6-6,8; c) = 5,0.

La coloration diffuse primaire donne donc à penser que le cytoplasme en général est neutre ou légèrement alcalin, à part quelques exceptions qui sont constituées surtout par des œufs ou des ovocytes (œufs d'*Ascidia mentula*, de *Ciona*, de Copépodes marins, etc...). A ces constatations présentées il y a déjà quelque temps (Parat, 1926 d) à Reiss, cet auteur a répondu (1926 b) en nous objectant qu'il était regrettable d'utiliser le rouge neutre comme indicateur. Or, le rouge neutre est un des meilleurs indicateurs connus; son erreur protéique et son erreur saline sont relativement faibles; il est fort difficilement réduit, il ne l'est pas en tous cas par le cytoplasme normal. Reiss cite les observations de Jarisch (1922) qui montrent

un décalage du virage de ce colorant en présence d'acides gras ou de lécithine. Fort heureusement pour les organismes, les acides gras libres sont rares et **Jarisch** a bien montré que l'erreur « grasse » du rouge neutre ne se produisait en présence de savons que si ces derniers étaient en voie d'hydrolyse; il est probable d'autre part que la « lécithine du commerce » dont il s'est servi n'a rien à voir avec le protoplasme vivant; enfin le décalage que signale cet auteur est *du côté rouge* du virage de l'indicateur, du côté acide; or, la coloration diffuse primaire tend plutôt vers l'*orangé* du virage alcalin. L'erreur « grasse » du rouge neutre ne peut donc être invoquée. Une autre cause d'erreur à laquelle fait indirectement allusion **Reiss** est l'adsorption possible de l'indicateur, mais le caractère de fugacité de la coloration diffuse primaire parle justement contre une telle assertion : le colorant traverse le cytoplasme à la manière des indicateurs dont s'est précisément servi **Reiss** au cours de sa belle étude sur le pH au cours de l'excrétion; il passe, en présentant son virage à l'*orangé* et il est littéralement *happé* par les éléments du vacuome qui le prennent, nous l'avons vu, en rose.

Nous ne nous sommes du reste pas limité au rouge neutre et avons utilisé un jeu considérable d'indicateurs; malheureusement, la majorité de ceux-ci se comporte comme des colorants acides, qui diffusent dans le cytoplasme et s'y accumulent sous cette forme; il est alors difficile de se porter garant qu'ils ne sont pas engagés dans un complexe. Il est de plus fort difficile de faire le départage entre la coloration diffuse primaire et la coloration subléthale, étant donné que ces colorants sautent le stade *b*). En outre, ils sont assez toxiques et il n'est pas rare d'observer des cellules mortes et colorées, dans un organisme vivant : c'est ainsi que l'on obtient souvent en faisant agir le bleu de Bromothymol en coloration vitale sur les larves de Chironome, une coloration jaune des glandes salivaires; or, l'apparence des noyaux ne peut laisser de doute sur l'état cadavérique des cellules. Cependant, dans quelques cas (Pourpre de Bromocrésol, Rouge de Phénol...) on obtient confirmation des données fournies par le rouge neutre. Les récents résultats de **Peyton Rous** sur la peau des Souris et sur le tissu conjonctif et ceux de **Harde et Henri** sont également en accord avec elles; il faut reconnaître cependant que certains travaux antérieurs de **P. Rous**

et ceux de **Petow**, **Wittkover** et **Pietrkowski** apportaient des valeurs beaucoup plus basses. Il est vrai d'autre part que sur un même matériel, des Amibes marines, **Pantin** et les **Needham** trouvent aussi des valeurs supérieures à pH 7,0.

En ce qui concerne la coloration du vacuome, la première idée qui vient à l'esprit est qu'il s'agit d'un cas d'adsorption dont l'accumulation, l'emmagasinement du colorant est la conséquence. C'est fort possible; il n'en est pas moins vrai qu'en réglant avec soin l'apport de rouge neutre à la cellule on peut obtenir en quelques secondes, après la coloration diffuse primaire, une teinte de virage parfaitement définie, même avec une concentration intravacuolaire relativement faible. Au reste, le colorant est dans la plupart des cas en solution dans ces vacuoles et par conséquent dans des conditions qui ne sont pas défavorables à l'appréciation d'une valeur de pH. Quiconque aura vu des vacuoles de cellules chordoïdes de Spirographe ne pourra qu'en être convaincu. Nous avons pu, en outre, sur le vivant, faire varier graduellement le pH de ces vacuoles, soit en les exposant pendant des temps plus ou moins longs à des vapeurs d'ammoniaque, soit en saturant de CO_2 l'eau dans laquelle vivent les animaux; on peut ainsi dans le premier cas faire monter le pH vacuolaire jusqu'à pH 9,0 et dans le second, le faire baisser jusqu'à pH 5,0. Le virage du rouge neutre au cours de ces expériences se fait exactement comme dans un tube à essai et le retour à la teinte initiale se produit progressivement dans les deux cas et parallèlement à l'élimination de l'alcali ou de l'acide. Les mesures sont donc parfaitement possibles au niveau des éléments du vacuome, pourvu naturellement que le contenu des vacuoles ne soit pas trop condensé et que, d'autre part, l'accumulation du colorant ne soit pas trop forte; toutes les mesures que nous avons pu faire dans ces conditions nous ont appris que le contenu du vacuome était nettement acide, toujours plus acide que le cytoplasme ambiant puisque celui-ci est généralement à la neutralité, mais plus acide même que ce cytoplasme lorsque d'aventure celui-ci est au-dessous de la neutralité; c'est ainsi que le vacuome d'ovocytes d'*Ascidia mentula* présente un pH de 5,0 alors que le cytoplasme est à pH 6,6-6,8. Les chiffres sont d'ailleurs extrêmement variables avec les espèces cellulaires envisagées et ils peuvent atteindre des valeurs fort basses dans

quelques cas; nous avons cité des valeurs 2,0 à 4,0 pour certaines cellules intestinales d'Annélides. **Rapkin** et **Damboviceanu** ont pu, en ouvrant par microdissection des vacuoles de cellules mûrifomes d'Ascidie, évaluer à l'aide des indicateurs l'acidité de ces vacuoles à pH 2,8. Néanmoins, la moyenne des mesures est au voisinage de 6,0; rappelons à ce sujet que **Policard**, sur des cellules en culture, a trouvé dans le vacuome un pH de 6,5. Les chiffres que nous avons donnés, concernant le vacuome, ont été obtenus par coloration vitale au rouge neutre; il est en effet très difficile, ainsi que l'a fait remarquer **Policard**, de trouver d'autres colorants susceptibles de colorer vitalement le vacuome en donnant un virage convenable. Le pourpre de bromocrésol, le bleu de bromophénol, le vert de bromocrésol, l'azolitmine, nous ont parfois donné des résultats, concordant d'ailleurs parfaitement avec ceux fournis par le rouge neutre; ce sont du reste les mêmes colorants qui ont permis à **Peyton Rous** de déceler des pH de 3,0 au niveau d'éléments cytoplasmiques qui ne sauraient être autre chose que des vacuoles.

La coloration diffuse secondaire ou coloration subléthale correspond sans aucun doute à un début de cytolysé, ainsi que le prouve l'examen soigneux du cytoplasme : les mitochondries apparaissent vésiculisées et les vacuoles laissent diffuser leur contenu; dans le noyau, on voit apparaître des structures qui n'étaient pas visibles auparavant. Or, dans tous les cas sans exception, la coloration diffuse secondaire indique un pH bas, de valeur moyenne de 5,0 mais pouvant aller dans quelques cas (voir plus haut) jusqu'à 4,0 et même 2,0. Cette coloration s'établit rapidement, dans l'espace de quelques secondes, mais lorsqu'elle a atteint une certaine valeur de pH caractéristique pour chaque espèce cellulaire elle ne dépasse jamais cette valeur limite. Ce n'est que plus tard, environ une ou plusieurs heures après le début de la cytolysé, que l'on peut observer une teinte différente, qui n'a d'ailleurs rien à voir avec un virage et qui correspond à une coloration histologique de la cellule. Il peut arriver cependant que dans certaines conditions d'observation, en particulier lorsque les cellules baignent dans un plasma ou une lymphe, ou encore un liquide physiologique abondants, la coloration diffuse secondaire, le virage acide fasse rapidement place à une autre teinte répondant à un virage alcalin; ou bien encore le virage

acide peut totalement faire défaut et l'on peut avoir au contraire un virage alcalin qui peut atteindre même le contenu de certaines vacuoles. **Peyton Rous** a parfaitement observé ce phénomène et il l'a attribué à la pénétration au sein de la cellule mourante des liquides ambiants. Nous sommes entièrement de son avis, car il suffit, dès que l'on aperçoit les premières manifestations de cytolysse (éclatement des mitochondries), de pomper avec soin ces liquides pour supprimer complètement le phénomène. Les colorations vitales nous apprennent donc que la *cytolysse s'accompagne d'une forte acidification du cytoplasme*, mais aussi d'un *accroissement de la perméabilité cellulaire* qui peut entraîner la pénétration de liquides très généralement alcalins et susceptibles par conséquent de fausser les mesures relatives au cytoplasme.

Il était intéressant de voir comment se comportait le cytoplasme localement altéré. L'un des meilleurs objets pour ce genre d'expériences est le cytoplasme des glandes salivaires des larves de *Chironome*. Au moment de la coloration diffuse primaire, nous piquons légèrement la cellule à l'aide d'une aiguille à microdissection; au niveau de la lésion on voit immédiatement apparaître un virage acide, puis peu à peu celui-ci fait place à la teinte orangée caractéristique du protoplasme ambiant. Si l'on coupe au contraire la cellule en deux parties à l'aide d'un microscalpel, l'on voit apparaître le virage acide au niveau des deux lèvres de la plaie et ce virage gagne progressivement tout le cytoplasme en montrant une valeur de pH égale à celle qu'indique la coloration diffuse secondaire. Il arrive souvent alors que la cytolysse provoquée dans une seule cellule par une opération de ce genre entraîne rapidement la cytolysse de ses voisines, non touchées cependant, et déclenche ainsi une « épidémie de cytolysse » analogue à celle que **Drzewina et Bohn** ont signalée chez des *Convolvula* (1925). Les colorations vitales nous enseignent donc que *toute lésion du cytoplasme entraîne une acidose locale* mais qui peut devenir générale si le cytoplasme est incapable de survivre à sa blessure.

Or, l'écrasement pratiqué par **Vlès** et ses collaborateurs est justement et au plus haut point une lésion que le cytoplasme ne peut compenser. Quelle que soit la vitesse avec laquelle ces auteurs opèrent, ils ne peuvent empêcher l'acidose cytotytique. De plus,

le deuxième temps de la technique, à savoir la décompression, aspire certainement les liquides ambiants et nous avons vu plus haut combien était dangereuse la pénétration de ces liquides dans le cytoplasme puisqu'elle suffit souvent à masquer la réaction ionique propre de ce dernier. Là gît sans doute l'explication de l'alcalinisation *post mortem* signalée par **Vlès** et ses collaborateurs.

En résumé, la technique de l'écrasement, entraînant l'éclatement du vacuome cellulaire (de réaction ionique acide) d'une part et provoquant d'autre part l'acidose caractéristique de toute lésion cellulaire, doit donner des valeurs de pH cytoplasmique beaucoup trop basses. Et cette critique s'adresse également comme nous l'avons indiqué ailleurs (1928 b) à la technique de micro-électrode de **Bodine** et aussi *a fortiori* à la technique de mise en purée après congélation (**Vlès**). Cette dernière expose à des erreurs d'un autre ordre, telles que rétention de CO_2 etc..., mais procédant d'autre part des mêmes principes de destruction cellulaire que la technique d'écrasement, elle ne saurait compter comme procédé de justification et de vérification de cette dernière.

C'est à des critiques semblables que se heurtent aussi la plupart des méthodes de mesures potentiométriques dans les suc de presse, si utilisée par les botanistes (**Hempel, Wagner, Rohde, Stoklasa, Gustafson, Pearsall et Ewing, Němec**, etc...); or, **Reiss** s'appuie en grande partie sur ces résultats pour affirmer « que la plupart des valeurs indiquées dans la littérature sont au-dessous de la neutralité ». Il rappelle que **Haas**, en étalonnant des anthocyanes indicateurs a pu trouver des valeurs allant jusqu'à 3,0; mais l'anthocyane est justement un pigment intravacuolaire et inférer des mesures de **Haas** que le pH intérieur des cellules végétales peut atteindre 3,0, c'est prendre indûment la partie pour le tout : le chiffre de 3,0 exprime la réaction ionique du suc vacuolaire et non du protoplasme. De même, pour le chiffre de 3,0 trouvé par **Peyton Rous** par la méthode de coloration vitale dans les macrophages et qu'invoque également **Reiss** : ce chiffre s'applique aux vacuoles des macrophages et nous avons vu combien la réaction du contenu vacuolaire s'éloignait de celle du cytoplasme proprement dit.

Nous répondrons enfin à une autre critique de **Reiss** relative à l'unilatéralité de notre technique : « seule une comparaison des

différentes méthodes appliquées *correctement* sur un *même* sujet permettrait une conclusion ». Nous avons pratiqué sur certains objets éprouvés (cellules des glandes salivaires de Chironome; ovocytes d'Ascidie; œufs de Triton) les trois techniques, de coloration vitale, de micro-injection et d'écrasement. Les deux premières nous ont toujours donné des résultats très voisins, au voisinage de la neutralité et en accord avec ceux de **Wurmser et Rapkine**; la troisième nous a toujours donné des chiffres bas, correspondant à ceux que fournit la coloration diffuse subléthale, et à ceux de la micro-injection au moment de la cytolyse. Les **Needham** ont d'ailleurs trouvé des chiffres concordants, eux aussi sur un même objet, l'*Amaeba proteus* à l'aide des colorations vitales et de la micro-injection; en utilisant cette dernière, ils ont conclu comme d'ailleurs récemment **Chambers et Pollack** (1927) à l'acidité cytolytique.

Au reste, dans leur dernière publication, **Reiss et Simonin** (1927) reconnaissent et étudient l'acidification *post mortem* des tissus.

Ajoutons enfin qu'au cours de nos recherches nous avons eu plusieurs fois l'occasion de mesurer par la technique de l'écrasement (qui dans ce cas peut rendre de réels services) et par la technique de la micro-injection le pH du noyau et que nous l'avons trouvé, comme **Reiss** et comme **Wurmser et Rapkine**, *neutre ou légèrement alcalin*.

II. — OXYDASES; PEROXYDASES; RH CELLULAIRE

Les travaux des physiologistes ont, depuis **G. Bertrand** (1893-1900), montré que les humeurs et les cellules qui constituent les tissus des êtres vivants sont susceptibles, grâce à certaines diastases, d'oxyder activement un grand nombre de substances. Ces oxydations peuvent être le fait d'oxydases directes ou indirectes (peroxydases). Les histologistes ont, on le sait, cherché à localiser ces diastases dans les cellules et les tissus grâce aux réactifs de Köchlin et Witt (1882) (improprement appelé réactif de Röhmann et Spitzer), et de Unna (Blanc de Rongalite) pour les oxydases, ou encore de Madelung (benzidine) pour les peroxydases. Nous ne referons pas un historique de ces recherches qui ont abouti à la notion de granulations cytoplasmiques oxydasiques ou peroxy-

dasiques, ni de celles (**Lillie**, **Unna**, **Merten**, **Fischel**, **Marinesco**, etc...), qui tendent à démontrer que le noyau peut jouer un rôle dans les oxydations cellulaires. Nous rappellerons seulement que pour la plupart des auteurs les oxydations cellulaires sont liées à la présence d'oxydases capables d'activer l'oxygène moléculaire et que seules comptent pour eux les oxydations du type respiratoire, aux dépens de l'oxygène moléculaire. Les histologistes semblent donc avoir avec enthousiasme embrassé les théories bien connues de **Warburg** auxquelles certains d'entre eux se réfèrent, du reste, ainsi qu'on le verra plus loin. Pour ces auteurs donc, les oxydases auraient un rôle capital dans la vie des organismes; c'est ainsi que **Marinesco** (1923-1924) fait intervenir les oxydases dans la thermogénèse, dans la fièvre, dans la régénération nerveuse, etc..., que **Fiessinger** (1924) attribue aux granulations oxydasiques qu'il décèle dans les leucocytes une importance considérable dans le choc hémoclasique, dans les échanges tissulaires, etc..., que **Katsunuma** (1924) déclare : « La synthèse de l'indophénol peut être considérée comme un véritable index histochimique des processus d'oxydation intracellulaire... » Le savant japonais voit un rapport entre la richesse en granulations oxydasiques et l'activité de certains organes ou tissus : muscles blancs, muscles rouges, cellules interstitielles du testicule au moment de la puberté, de la réjuvénescence après l'opération de Steinach; il croit pouvoir, dans certains états pathologiques, reconnaître grâce à la réaction du bleu d'indophénol de véritables hypooxydatoses ou au contraire des hyperoxydatoses. Comme **Marinesco**, **Katsunuma** fait jouer au fer intracellulaire qu'il parvient effectivement à déceler, et dont il montre les localisations au même niveau que les réactions oxydasiques, un rôle catalytique de première importance! Il n'oublie pas de faire remarquer combien ses résultats s'accordent avec les exigences de la théorie de **Warburg**.

Contrairement à ces auteurs, **Marcel Prenant** (1924) étudiant de nombreuses cellules, tant d'Invertébrés que de Vertébrés, à l'aide de la réaction de Madelung, conclut à une répartition beaucoup moins générale des ferments oxydants, à une répartition en apparence même quelque peu fantaisiste, des peroxydases en particulier; il se trouve tout naturellement amené à nier une *relation générale et nécessaire entre les ferments oxydants histologiques et la respiration*.

Trouvant du fer « masqué » au niveau des granulations peroxydasiques, résultat comparable à celui de **Katsunuma** — il pense que si les réactions oxydasiques ne nous décèlent que des « ferments de luxe », elles n'en sont cependant pas moins utiles comme réactions microchimiques pouvant montrer en place certains catalyseurs métalliques colloïdaux et masqués sous diverses formes. Et, critiquant les exagérations de ses prédécesseurs en ce qui concerne le rôle des oxydases il fait remarquer que le fondement le plus sérieux de leurs théories est une analogie de termes, « presque un jeu de mots » entre oxydases et oxydations, car *il n'y a aucun lien général et nécessaire* entre l'oxydation quinonique de polyphénols et de polyamines et les oxydations respiratoires.

Paul Remy (1925), étudiant avec grand soin l'appareil respiratoire et la respiration chez de nombreux invertébrés à l'aide de plusieurs leucodérivés injectés vitalement conclut également de son côté à la non coïncidence des lieux d'oxydation respiratoire et des localisations oxydasiques ou peroxydasiques.

Enfin, **A. Ch. Hollande** (1924) fait une critique très serrée des réactifs et des résultats de ses prédécesseurs. Il éprouve tout d'abord l'action d'un certain nombre de mélanges de substances d'aniline (paraphénylène-diamine + aniline; diméthylparaphénylène-diamine + chlorhydrate de nitrosodiméthylaniline) et capables, comme le réactif de Köchlin et Witt, de s'oxyder facilement en donnant naissance à une matière colorante se précipitant du milieu. Il n'obtient dans ces conditions, la plupart du temps, aucune mise en évidence des granulations dites oxydasiques. Laisant alors se former, dans le mélange de Köchlin-Witt, le bleu d'indophénol, il dissout ce dernier après purification, dans l'alcool, montre que cette solution ne colore pas directement les granulations mais qu'étendue au dixième d'eau distillée neutre, elle les colore parfaitement en se précipitant. **Hollande** obtient des résultats analogues avec une solution alcoolique vieillie de benzidine, sans eau oxygénée, mise au contact d'eau distillée en présence de leucocytes polynucléaires du sang humain. Il en conclut que les méthodes histologiques basées sur la formation de bleu d'indophénol et d'oxybenzidine ne permettent nullement d'affirmer, comme l'ont voulu la plupart des auteurs, que les granulations qui se colorent par elles renferment

des oxydases et en soient le lieu d'élection. Aussi, loin d'admettre que les ferments oxydants sont figurés, **Hollande** affirme-t-il qu'ils se trouvent à l'état diffus dans la cellule, toute localisation étant le résultat d'un phénomène de teinture par précipitation du colorant (analogues aux colorations dérivées du procédé de Romanowsky) sur des granulations simplement indophénophiles et oxybenzidinophiles.

Marcel Prenant (1925) reprend la question et montre que si dans de nombreux cas il y a effectivement coïncidence de la réaction de Hollande avec la réaction des peroxydases, il existe plusieurs cas où l'on trouve une réaction de Madelung positive et une réaction de Hollande négative; il réfute les arguments de **Hollande** relatifs à l'état diffus des peroxydases et maintient que celles-ci sont bien localisées sur des granulations. En 1926, le même auteur découvre que le réactif de Hollande renferme de l'eau oxygénée ou du moins un peroxyde susceptible d'en fournir par mélange avec l'eau. La réaction de Hollande est donc une réaction des peroxydases; là où la réaction de Madelung est positive et la réaction de Hollande négative c'est que vraisemblablement le seuil de sensibilité de cette dernière est supérieur aux traces de peroxyde du réactif.

Une controverse s'engage alors entre **Prenant** et **Marinesco** à laquelle nous renverrons simplement le lecteur (*Bull. d'Hist. appl.*, 1926).

Dans tous les cas, ainsi que le font remarquer **D. et J. Needham** (1926) ces recherches ne nous apprennent rien de la valeur absolue du potentiel d'oxydation des cellules et ce, par suite de l'absence de mesures quantitatives exprimables, à partir d'un zéro défini, en chiffres faisant partie d'une échelle d'oxydation non moins définie, et parfaitement étalonnée. C'est justement ce qu'ont tenté de faire les **Needham** en introduisant dans les cellules par micro-injection la série des indicateurs que **Clark** et ses collaborateurs ont étudiée et proposée pour la mesure des potentiels d'oxydation-réduction. Ils injectent ainsi dans les cellules, successivement, des solutions de colorants de plus en plus difficilement réductibles jusqu'à ce qu'un colorant ne subisse dans la cellule qu'une décoloration partielle; en se reportant ensuite aux courbes d'oxydo-réduction de ce colorant, établies par **Clark**, ils déterminent le potentiel (Eh)

du milieu cellulaire. Mesurant ensuite le pH de ce milieu, ils peuvent exprimer le potentiel trouvé, en *unités rH*, le rH étant, d'après les données de **Clark**, le logarithme de l'inverse de la pression d'hydrogène hypothétique qui serait théoriquement en équilibre avec un système d'oxydo-réduction donné. Les chiffres trouvés par ces auteurs sont, pour *Amoeba proteus*, compris entre 17 et 19 et entre 19 et 22 pour une série d'œufs d'Echinodermes, de Tuniciers, etc... Enfin, ils étudient un Protozoaire anaérobie (*Nyctotherus cordiformis*) en atmosphère normale où le rH interne de cet Infusoire atteint un chiffre compris entre 19 et 20 et, en conditions anaérobiques où il baisse jusqu'à 9.5-10.5.

Rapkin et Wurmser (1926) effectuent à l'aide des mêmes techniques des mesures de rH sur un certain nombre de cellules animales où ils trouvent des rH compris entre 19 et 20 et aussi sur des Spirogyres où ils trouvent comme **Matilda Brooks** chez *Valonia* un rH inférieur à celui des cellules animales; ils admettent en effet qu'il est compris entre 17 et 14. Ils trouvent que les oxydo-réductions qui constituent les synthèses sont, dans le milieu cellulaire de rH < 22, les réactions les plus probables, et que les oxydations aux dépens de l'oxygène libre doivent y être impossibles. Il en résulte que les combustions du type respiratoire doivent avoir lieu seulement à la surface des cellules. Cependant, ainsi que cela semble avoir lieu dans les cellules chlorophylliennes, l'oxygène peut traverser le milieu réducteur; il pourrait être activé en certains points de la cellule par suite d'une localisation de catalyseurs. A la suite des idées de **Unna** et de **Lillie**, on pouvait penser que le noyau jouait un rôle important dans cette activation, mais les recherches des auteurs, à l'aide de la technique de micro-injection, ont montré que le rH du noyau était sensiblement le même que celui du cytoplasme. Ce résultat permet de penser qu'il ne se produit pas, dans le noyau, des oxydations aux dépens d'oxygène libre.

L'opinion personnelle que nous pourrions émettre sur les oxydations intracellulaires est fondée sur un certain nombre d'observations et d'expériences à la base desquelles nous avons toujours placé les colorations vitales et postvitales si fécondes, à notre avis, en enseignements. Alors que les observations postvitales changent relativement peu le pH cellulaire, nous avons été à même de remarquer

souvent combien elles modifiaient les propriétés réductrices ou oxydantes des cellules. Or, la plupart des résultats des auteurs, que ce soit à la suite de colorations artificielles, que ce soit à la suite d'applications de tests (ou soi-disant tels) d'oxydases, ou encore à l'aide de la micro-injection de colorants à rH, ont été obtenus dans des conditions *postvitales*. Nous nous sommes précisément appliqué à comparer ces résultats avec ceux que l'on peut obtenir sur l'*organisme vivant*. Le règne animal fournit en effet au physiologiste un nombre suffisant d'êtres transparents dont on peut parfois examiner *in vivo* jusqu'aux plus fins détails cytologiques : c'est le cas des larves de Corèthre, de *Tanypus*, des individus jeunes de *Ciona* ou de *Clavelline*, de nombreuses Annélides; certains organes, comme les panaches des Annélides sédentaires et particulièrement ceux du Spirographe fournissent un matériel d'étude absolument remarquable.

Nous rappellerons tout d'abord quelques faits d'observation courante :

I. — **Cowdry, Guilliermond, Dangeard**, nous-même, avons observé que le vert Janus, employé dans les colorations *postvitales*, était fréquemment réduit en rose (diéthylsafranine) ou même complètement décoloré. Nous avons systématiquement obtenu ce résultat en mettant d'emblée les tissus extraits de l'organisme dans une goutte de vert Janus en solution physiologique entre lame et lamelle. C'est d'ailleurs là la cause de beaucoup d'échecs en ce qui concerne la coloration vitale du chondriome. Celui-ci ne se colore en effet qu'après *oxygénation* de la préparation, soit par des mouvements de la vis micrométrique soulevant et abaissant alternativement la lamelle et permettant ainsi l'introduction d'air, soit par exposition pure et simple du tissu à l'air après enlèvement de la lamelle.

Le vert Janus injecté vitalemt à un animal est réduit, le plus souvent, en rose et colore diffusément certaines cellules. Il ne colore jamais le chondriome dans ces conditions. Si on l'injecte en quantités considérables, il vient s'accumuler, sans être réduit, dans le *vacuome*.

II. — Le bleu de Méthylène, employé en colorations *postvitales*, est réduit par le cytoplasme lorsque le tissu est mis rapidement en

sa présence entre lame et lamelle. Au bout de quelque temps, le colorant est *régénéré dans le vacuome* qu'il colore intensément. Lorsque l'on aère les tissus dans les mêmes conditions que pour le vert Janus, il est fréquent d'observer la *régénération du bleu au niveau du chondriome*; la coloration est cependant moins constante et moins belle qu'avec le vert Janus. Le bleu de Méthylène réduit, soit par l'hydrosulfite, soit par la rongalite, reste réduit dans les cellules entre lame et lamelle; il est réoxydé dans les mêmes conditions que le bleu de Méthylène.

Le bleu de Méthylène en colorations vitales est réduit par le cytoplasme mais est le plus souvent *régénéré dans le vacuome*. Il ne colore jamais le chondriome dans ces conditions, mais il suffit d'extraire les tissus de l'organisme et de les exposer à l'air pendant quelques instants pour obtenir la réoxydation du colorant au niveau des mitochondries : c'est sans doute à ce phénomène que **Turchini** doit d'avoir pu colorer le chondriome des cellules rénales ainsi que **Frankenberger, Verne et Poisson** (1924) et c'est vraisemblablement grâce à ce mécanisme également que **Turchini et Sloboziano** (1919) ont réussi à colorer postvitalement le chondriome des cellules cartilagineuses. Nous avons pu vérifier ces observations et les reproduire en maintes occasions et sur des objets variés. Il est à remarquer d'autre part que le fixateur de **Turchini** qui permet la conservation du chondriome et le montre coloré par le bleu, ne fait pas autre chose sans doute qu'oxyder ce dernier à l'endroit même où il était adsorbé sous forme de leucodérivé; il ne s'agit donc pas, comme le pense **Avel** (1925 a), de phénomènes de déplacement du colorant.

La réoxydation du bleu peut du reste se faire en d'autres endroits, comme par exemple sur les neurofibrilles ou tout simplement dans le cytoplasme qui prend ainsi une teinte diffuse.

Le bleu de Méthylène réduit, injecté à un animal, reste réduit dans le cytoplasme mais est le plus souvent *régénéré au niveau du vacuome*. Il ne colore jamais le chondriome (sauf peut-être, ainsi que le pense **Remy**, dans le cas où les cellules sont naturellement exposées à l'air de par leurs fonctions respiratoires : cellules respiratoires de nombreux Invertébrés); il est régénéré d'ailleurs à l'air dans les mêmes conditions que le bleu de Méthylène, et avec les mêmes résultats.

III. — La réaction de Köchlin et Witt (Röhmman et Spitzer) pour les oxydases est localisée surtout *au niveau du chondriome* (**M. Prenant, P. Remy, Katsunuma**). Mais elle peut colorer le vacuome; en outre, le réactif de Köchlin-Witt est, on le sait, un excellent réactif vital des graisses; il peut aussi agir comme teinture sur certaines granulations « indophénophiles » (**Hollande**). Mais ce qui est important, c'est que la réaction colorée se fait postvitalement, par conséquent en milieu atmosphérique; elle ne peut du reste réussir que dans ces conditions ainsi que nous avons pu nous en assurer en l'exécutant, *sans résultat*, en atmosphère d'azote ou en milieu confiné.

IV. — Une cellule bien vivante réduit les colorants vitaux tels que le bleu de Méthylène ou le vert Janus et ne montre de coloré que le vacuome. Lorsqu'elle est isolée en atmosphère normale, il n'est pas rare cependant, nous l'avons vu, d'observer une coloration du chondriome et quelquefois aussi une coloration diffuse du protoplasme entier. Cette coloration diffuse peut persister assez longtemps; on peut l'entretenir, si le colorant a tendance à être réduit, par des apports minimes mais fréquents de colorant. Mais soudain, alors que des signes manifestes d'altération des constituants cytoplasmiques se font remarquer, au moment même où se démontre l'acidité cytolytique, on est frappé par un accroissement extrêmement violent du pouvoir réducteur du cytoplasme. Cet accroissement du pouvoir réducteur, contemporain de l'apparition de l'acidité cytolytique, peut survenir plus ou moins longtemps après le début de l'examen postvital; ce temps varie avec l'espèce cellulaire considérée: il est de trente minutes à une heure pour les glandes salivaires des larves du Chironome; il peut atteindre plusieurs heures dans le cas de l'épithélium branchial de Moule. **Pantin** et les **Needham** (1925 *b*) avaient déjà noté un phénomène semblable et nous rappellerons à cette occasion certaines observations analogues de **Portier** et de **Marcel Prenant** (1924 *a*).

La plupart des faits que nous venons d'exposer révèlent à notre avis l'importance de l'*oxygène atmosphérique* dans ces réactions et par conséquent *la différence qui sépare les réactions vitales, à l'abri de l'air, des réactions postvitales exécutées en milieu atmosphérique*. **P. Remy** (1925) a d'ailleurs insisté sur des faits ana-

logues au cours de sa belle étude sur la respiration des Invertébrés.

L'introduction en physiologie cellulaire des colorants à rH et l'utilisation de cette notion même, si exposée à critique qu'elle soit (**Dixon, Fromageot**, 1927, etc...), nous a paru devoir apporter à ce sujet certaines précisions et surtout, comme le disent **J. et D. Needham**, un « zéro » défini, des *termes de comparaison*. Malheureusement, les colorants à rH de l'échelle de **Clark** n'existent pas couramment dans le commerce¹ et d'autre part, ils ne peuvent être utilisés comme colorants vitaux; on ne peut en effet les faire pénétrer dans la cellule que par micro-injection ou au prix de changements de pH quelque peu brutaux (**M. Brooks**, 1926), altérant certainement l'équilibre cellulaire. Ces deux catégories d'opérations doivent se faire d'autre part en présence de l'air atmosphérique, à moins (ce que nous avons fait en certains cas) d'opérer en atmosphère d'azote selon la technique des **Needham** (1926, *b*). Nous avons donc cherché à établir à l'aide de colorants vitaux éprouvés et susceptibles de virage par réduction, une échelle de colorants à rH; la tâche nous a été rendue plus facile par les travaux de **Clark** sur le bleu de Méthylène, de **Rapkin et Wurmser** (1926 *c*) sur le rouge neutre et le vert Janus et ceux de **Reiss** sur le bleu de Crésyl brillant et le bleu de Nil. Ces colorants forment en effet une série qui s'étend, à pH 7,0, de rH 5,0 à rH 20,0 environ, et que nous étudierons ultérieurement par ailleurs.

L'un des meilleurs objets d'expérience est la cellule chordoïde des tentacules de jeune Spirographe car on peut expérimenter sur la cellule, l'animal étant parfaitement vivant. Nos expériences et leurs résultats furent les suivants :

I. — Quatre jeunes Spirographes vivants sont placés en atmosphère d'azote; on porte, soit du bleu de Crésyl, soit du bleu de Nil, soit du bleu de Méthylène ou enfin du vert Janus réduits à proximité de chacun de ces animaux. On n'observe aucune coloration au niveau des cellules chordoïdes des 4 sujets. Au bout de cinq minutes, on met les animaux dans de l'eau de mer normale et en atmosphère normale; on assiste alors, plus ou moins rapidement selon les cas, à la coloration vacuolaire des cellules chordoïdes des quatre sujets.

1. Nous avons pu, grâce à l'obligeance de **L. Rapkin**, utiliser seulement les nos 1, 2 5 et 8 de **Clark**.

Cette réoxydation est instantanée pour le bleu de Méthylène; elle est assez lente au contraire pour le vert Janus qui, on le sait, n'est d'ailleurs pas intégralement régénéré et repasse seulement au rose.

II. — La coloration vitale avec les mêmes colorants montre que, normalement, *tous*, sauf le vert Janus, sont réduits par le cytoplasme et le chondriome et qu'ils sont réoxydés dans les vacuoles. La réoxydation peut être incomplète, semble-t-il, pour les plus jeunes cellules des extrémités de panache, en ce qui concerne le bleu de Crésyl et le bleu de Nil, mais cette question fera l'objet de recherches ultérieures; dans tous les cas, que ce soit partiellement ou totalement, il y a *réduction des colorants dans le cytoplasme et réoxydation dans les vacuoles*.

La coloration postvitale, sur le panache du Ver, isolé entre lame et lamelle, montre que le vert Janus et le bleu de Méthylène sont capables après oxygénation systématique de colorer le chondriome, le cytoplasme de façon diffuse et le vacuome, ce qui démontre, soit qu'ils ont été réoxydés (bleu de Méthylène) soit qu'ils n'ont pas été réduits (vert Janus).

Enfin, postvitalement également, on trouve une réaction de Köchlin-Witt positive au niveau du chondriome, puis on voit apparaître des sphérules bleues dans les vacuoles. En goutte pendante en atmosphère d'azote, la réaction est partout négative.

III. — Du bleu de Méthylène réduit est injecté, en atmosphère d'azote et sur l'animal vivant, dans les vacuoles des cellules chordoïdes; il reste réduit. Du bleu de Méthylène normal ne montre pas de réduction apparente. Remises en atmosphère normale, les vacuoles ayant reçu du bleu de Méthylène réduit se colorent.

Il en est de même pour l'acide indophénol 1 naphtol 2 sulfonique (n° 5). Le bleu de Méthylène réduit est injecté en atmosphère normale dans le cytoplasme de cellules chordoïdes très jeunes¹; il reste réduit, mais passe dans les vacuoles au bout de quelque

1. On peut élever une objection : c'est que nous n'utilisons pas ici les mêmes cellules chordoïdes que dans l'expérience précédente; il est malheureux en effet que les très jeunes cellules chordoïdes présentent un cytoplasme injectable, mais des vacuoles trop petites pour être injectées alors que c'est l'inverse pour des cellules chordoïdes plus âgées. Cependant, la concordance qui existe dans ces différents matériels entre les résultats obtenus par coloration vitale (qui, elle, passe partout) d'une part, et ceux que donnent les micro-injections d'autre part, nous autorise à penser que cette objection est pratiquement négligeable.

temps, et les colore. Le bleu de Méthylène normal est injecté de la même façon; il est réduit, mais peut passer au bout d'un certain temps dans les vacuoles où il est réoxydé.

Le trisulfonate d'indigo (n° 2) micro-injecté dans le cytoplasme est réduit, le disulfonate d'indigo (n° 1) ne paraît pas réduit.

Le bleu de Méthylène réduit est injecté en atmosphère d'azote dans le protoplasme; il reste réduit. Le bleu de Méthylène normal est réduit, dans ces conditions, de même d'ailleurs que le trisulfonate d'indigo. Le disulfonate d'indigo paraît changer de couleur; injecté réduit, il est légèrement réoxydé.

V. — Aucun des colorants de **Clark**, à part le disulfonate d'indigo, ne s'est montré utilisable en colorations vitales, en eau de mer normale. Le disulfonate d'indigo colore de façon diffuse le cytoplasme; il n'est donc pas réduit, ce qui concorde du reste avec son comportement en micro-injection. Cependant, si l'on modifie, à l'instar de **Matilda Brooks** le pH de l'eau de mer en l'amenant à l'aide de tampons variés à des pH compris entre 5,0 et 7,5, ces colorants peuvent pénétrer et colorer de façon diffuse le cytoplasme, mais les altérations observées nous ont fait abandonner cette technique sans tenir aucun compte des résultats qu'elle peut fournir.

De cette série d'expériences, ne pouvons-nous tirer confirmation des premières observations présentées ci-dessus, que nous avons qualifiées de « courantes »? Ne peut-on affirmer que le protoplasme est réducteur dans son ensemble, que le chondriome l'est également, alors que le vacuome est oxydant? Et n'avons-nous pas vu aussi que les propriétés réductrices du cytoplasme en général et celles du chondriome, diminuent en présence de l'oxygène atmosphérique pour faire place dans certaines conditions postvitales à de véritables propriétés oxydatives? Enfin, cette inversion de propriétés du cytoplasme en général et du chondriome ne semble-t-elle pas la base même de l'action de certains colorants postvitaux ou d'agents destinés à nous révéler de prétendues oxydases?

Sans vouloir infirmer ou confirmer les intéressantes recherches de **Joyet-Lavergne** (*C. R. Soc. de Biol.*, 1928) sur le glutathion¹ il

1. Notons cependant que jusqu'ici, il nous a toujours été impossible de localiser la réaction au nitroprussiate sur un élément cellulaire défini, la teinte étant toujours diffuse.

nous paraît important de rapprocher nos résultats des faits connus à propos de ce dipeptide. Ne sait-on pas, en effet, qu'à l'abri de l'air, ce corps constitue un remarquable activateur d'hydrogène; il n'y aurait rien d'étonnant donc à ce qu'il soit responsable *in vivo* des propriétés réductrices du cytoplasme en général et du chondriome en particulier. D'autre part, on sait aussi qu'en présence de l'oxygène atmosphérique, la forme réduite du glutathion s'oxyde; il y aurait alors formation d' H_2O_2 susceptible d'oxyder directement d'autres substances, ou encore de participer à des oxydations indirectes, si une peroxydase est présente (Miss **Thurlow**, *Bioch. Journ.*, 1925). Nous aurions ainsi l'explication des soi-disant localisations d'oxydases, puisque au même endroit, *le même système, activateur d'hydrogène in vivo est susceptible en présence de l'air de se comporter comme activateur d'oxygène*; cette hypothèse est d'autant plus suggestive que **Warburg et Sakuma** (1923) ont montré que le groupe sulfhydryl n'était pas absolument auto-oxydable, qu'il l'était seulement en présence de très minimes traces de fer. Ce fait a été vérifié pour le glutathion par **Harrison** (*Bioch. Journ.*, 1924); or, on a vu que plusieurs auteurs (**Marinesco**, **Katsunuma**, **Prenant**) ont justement décelé du fer au niveau des mitochondries, support des prétendues oxydases.

Quoi qu'il en soit, exprimons maintenant, pour fixer les idées, nos résultats en chiffres de rH, le pH du cytoplasme ayant été évalué par coloration vitale et micro-injection à $7,0 \pm 0,2$ et celui des vacuoles à 6,7 par coloration vitale, micro-injection et écrasement.

En atmosphère d'azote, le cytoplasme montre un $\text{rH} < 12$ (bleu de Méthylène) et même < 8 (n° 1). En atmosphère normale, l'animal étant parfaitement vivant, le protoplasme présente un $\text{rH} < 12$ (bleu de Méthylène) et > 9 (trisulfonate d'indigo). Enfin, entre lame et lamelle et après oxygénation, la coloration diffuse par le bleu de Méthylène indique un $\text{rH} > 12$ et sans doute même > 14 .

Les vacuoles montrent à l'évidence que leur contenu n'est pas « tamponné » au sens de **Clark**, car en atmosphère d'azote elles présentent un $\text{rH} < 12$ par coloration vitale (bleu de Méthylène réduit) ou par micro-injection de bleu de Méthylène réduit alors que l'on trouve $\text{rH} > 15$ par micro-injection de bleu de Méthylène

normal. En atmosphère normale, elles montrent, par toutes les techniques, un $rH > 16$ (bleu de Méthylène et n° 5).

En résumé, on voit que nos résultats diffèrent sensiblement de certains résultats des **Needham** et de ceux de **Wurmser et Rapkine**. Ces auteurs, opérant postvitalement, trouvent en effet des rH protoplasmiques généralement compris entre 19 et 20; nous trouvons sur l'*animal vivant* des chiffres compris entre 9 et 12. Ils doivent être rapprochés cependant de ceux, trouvés par les **Needham** sur *Nyctotherus* en conditions anaérobiques, où le rH descend jusqu'à 9,5-10,5; ils doivent être comparés aussi avec ceux de **Cannan, Clark et Cohen** (1926) : ces auteurs ont en effet mesuré des potentiels d'oxydo-réduction sur des suspensions de cellules et ont trouvé, en présence d'oxygène, un rH d'environ 22 qui baissait jusqu'à 8 ou 9 dès que l'oxygène était remplacé par de l'azote. Ils sont en accord enfin avec les résultats de **Cannan** (1926) sur le pigment de *Mercurialis perennis*, la cyano-herminine, lequel se trouve sous sa forme réduite dans le protoplasme vivant, soit $rH < 12$.

La technique des colorations vitales, jointe à la micro-injection, là où cette dernière est possible, nous apprennent en outre, nous l'avons vu, que si le cytoplasme dans son ensemble et le chondriome sont réducteurs, le vacuome, lui, est oxydant; le rH de son contenu se montre très généralement voisin de 16. Or, ce chiffre est très proche de ceux de **Matilda Brooks** chez *Valonia* et de ceux de **Rapkine et Wurmser** sur *Spirogyra* (> 14 ; < 17); ces derniers auteurs attribuent les valeurs trouvées à la cellule prise en général et concluent que le rH est inférieur à celui des cellules animales. Il n'en est rien, car, autant chez *Spirogyra* que chez *Valonia*, les chiffres trouvés n'expriment pas des valeurs protoplasmiques (qui seraient, du reste d'après nos recherches, supérieures et non inférieures aux valeurs des cellules animales) mais des valeurs « vacuolaires »; nous trouvons alors au contraire que vacuome animal et vacuome végétal semblent avoir, autant que l'on peut en juger par ces quelques cas, un potentiel assez semblable qui est supérieur (tout au moins en ce qui concerne les cellules animales) à celui du protoplasma ambiant.

Ainsi donc, milieu réducteur dans le cytoplasme en général, activation d'oxygène moléculaire au niveau du vacuome, tels sont les résultats essentiels auxquels nous aboutissons. Ils concordent

remarquablement avec les vues de **Wurmser** (1927); le cytoplasme ne se comporte-t-il pas en effet dans son ensemble comme un lieu essentiellement propice aux réductions, partant aux synthèses (**Wurmser**), comme un lieu où se font les oxydations « liées » tandis que le vacuome est l'endroit où s'effectuent les oxydations « indépendantes », les oxydations aux dépens de l'oxygène libre, les oxydations respiratoires de la cellule?

QUATRIÈME PARTIE

DISCUSSION ET RÉSULTATS GÉNÉRAUX

La confrontation de techniques et de matériels variés nous amène donc à cette conclusion qu'il n'existe dans la cellule animale aucun *appareil* spécial, pas plus d'ailleurs qu'aucune « tache », envisagée comme une sorte d'enclave dans le cytoplasme (**Morelle**, p. 80 et 174); nous sommes d'accord en cela avec la plupart des auteurs qui ont étudié la cellule vivante (cf. p. 81). Il n'existe à notre avis dans la cellule animale que le *chondriome* et le *vacuome*. D'accord avec **Bensley**, **Guilliermond** et **Mangenot**, et **Guilliermond**, nous admettons que le vacuome (**P.-A. Dangeard**) est l'homologue du système vacuolaire des cellules végétales et que, comme lui, il correspond à la plus grande part du *trophospungium* de Holmgren. Ce vacuome est essentiellement colorable par les colorants vitaux basiques, particulièrement le rouge neutre; il se présente le plus souvent comme un amas de vacuoles individualisées, mais il peut aussi former un réseau (cas du Chironome, de quelques cellules nerveuses) sans atteindre cependant le degré de complexité des formes réticulées végétales. Il est polarisé, dans la majorité des cas (sauf dans les cellules nerveuses adultes, le stade 1 du Chironome, les ovocytes âgés, etc.), et cette polarisation est caractéristique du « pôle mondial » (**Cajal**) de la cellule. Ces caractères morphologiques et topographiques correspondent à ceux de l'« appareil de Golgi »; une quantité de localisations spéciales et absolument typiques, d'évolutions topographiques caractéristiques de cet appareil coin

cident exactement avec celles du vacuome : rappelons le cas du Chironome (p. 115), celui de la cellule nerveuse des Hirudinées (p. 147), la formation en croix de la cellule nerveuse des Céphalopodes (p. 142), la dispersion des éléments de la cellule nerveuse embryonnaire et de ceux des ovocytes (p. 270) ainsi que des cellules cartilagineuses hypertrophiées (p. 219), etc., etc.... De plus, comme l'ont bien vu **Guilliermond et Mangelot** et comme l'a brillamment prouvé **Guilliermond** pour la cellule végétale, le système vacuolaire

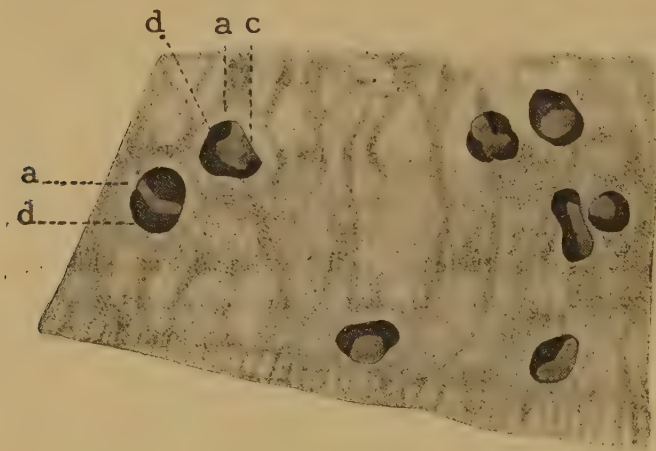


FIG. XLIII. — (Empruntée à **Hirschler** 1927). Les lettres ont été ajoutées par nous. Corps de Golgi de la Grégarine *Clepsidrina blattarum* imprégnés à l'osmium, que l'on comparera aux corps de Golgi du Chironome (Fig. IX, A). Même aspects de dictyosomes chromophiles (*d*), de partie centrale *c* chromophobe (archoplasme); même rétraction périphérique (*a*) de la vacuole. A comparer aussi à la figure XLII.

de la cellule animale s'est montré entre nos mains parfaitement imprégnable par les agents métalliques (argent et osmium) soit sous forme d'éléments isolés, c'est-à-dire de corps de Golgi, de *dictyosomes*, soit sous forme d'un *réseau* reproduisant une structure réellement existante (cas du Chironome; stade 1 et 6) ou résultant d'une fusion artificielle de vacuoles naturellement isolées (**Parat et Bourdin**, 1925). Les corps de Golgi imprégnés partiellement, montrant une partie chromophile (dictyosome) et une partie chromophobe (archoplasme), peuvent faire penser à l'existence d'un « Apparathülle » et d'un « Apparatinhalt » (**Hirschler**, p. 79 et fig. XLII et XLIII) mais ces « structures » ne correspondent à

rien de visible ni sur le vivant, ni sur des préparations bien fixées : ce sont des *altérations vacuolaires* (fig. IX, A et B et fig. XLIII).

Il nous paraîtrait cependant faux, pour sacrifier à la théorie classique, d'attribuer le succès de ces imprégnations à l'existence d'un contenu vacuolaire graisseux ou lipoïdique car ni l'argent ni l'osmium ne sont spécifiques de ces substances (**Parat et Bergeot**, 1925) et il est d'autre part impossible de déceler dans ces vacuoles, même par la technique de démasquage de Ciaccio, aucune trace de graisse ou de lipoïdes (cf. p. 110, 144, 198, 206). Il est beaucoup plus vraisemblable d'admettre que ces vacuoles renferment des solutions de cristalloïdes et des colloïdes protéiques à des degrés variés et variables de condensation; nous ne pensons pas en effet comme **Corti** (1924) qu'elles ne renferment que des cristalloïdes parce que dans certains cas, nous l'avons vu (cellule nerveuse, p. 153; cellule sexuelle, p. 237) il est possible de mettre en évidence à leur intérieur un *coagulum*; d'autre part, le simple fait de la condensation possible en certains cas de substances protéiques au sein de ces éléments (grains de sécrétion ou plaquettes vitellines, par exemple) parle contre une telle assertion.

Nos résultats paraissent donc confirmer ceux de **von Möllendorff** (p. 97); nous pensons seulement que le terme *vacuome* est beaucoup plus approprié que le terme « granula » employé par ce savant et qu'il contribue moins que lui à engendrer cette confusion dont se plaint (p. 99) à juste titre cet auteur.

Que, sans être graisseuses ou lipoïdiques, les substances du *vacuome* manifestent une certaine électivité pour l'argent ou l'osmium cela doit d'autant moins nous surprendre que les électrolytes ou les protéiques qui ont pu subsister, après la fixation, dans les vacuoles, sont accumulés dans de minimes espaces, dans d'étroites lacunes (*lacunome* de **Corti**) réservés au sein du cytoplasme homogène. Or, ne sait-on pas que des lacunes d'une autre catégorie, mais lacunes tout de même, peuvent s'imprégner électivement, par dépôt métallique à leur intérieur, à la manière de véritables *filons* microscopiques; c'est le cas, par exemple, des canalicules osseux (cf. **Deineka**, 1916) ou encore celui, observé par nous, des prolongements ramifiés de la cellule cartilagineuse des Céphalopodes. On doit aussi rapprocher ce phénomène de la réduc-

tion de l'argent dans les étroits espaces intercellulaires des endothéliums, quelle que soit l'interprétation du mécanisme de cette réaction (**Achard et Aynaud**, etc...). Enfin, l'on ne doit pas oublier que **Champy** (1913 *b*) a très certainement imprégné tout ou partie du vacuome (ses lysosomes) à l'aide d'un réactif à l'« iodure d'osmium » (fig. XLIV). **Fauré-Fremiet** (1913) a contesté à la fois la nature d'« iodure d'osmium » attribuée par **Champy** à son réactif et le pouvoir réducteur des lysosomes; sa conclusion vaut d'être rapportée. « La réduction d'un osmyl¹sel¹, localisée à des grains et à des vacuoles intracellulaires peut être due uniquement à la réaction

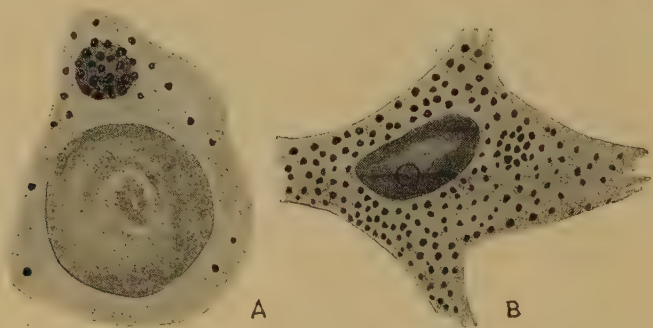


FIG. XLIV. — (Figures empruntées à **Champy** 1913 *b*). Lysosomes de **Champy** imprégnés par l'iodure d'osmium.

A Spermatocyte de *Rana esculenta*, à comparer avec figure 3, pl. V.
B Cellule nerveuse (cornes antérieures de la moelle de veau).

de telles inclusions et à celles du milieu environnant, bien plus qu'à un pouvoir réducteur qui leur soit propre, et ce pouvoir serait d'ailleurs beaucoup moins spécifique encore que le cas réducteur du peroxyde d'osmium avec les graisses. » Il est de fait que ces « réductions » d'argent ou d'osmium au niveau du système vacuolaire sont assez inconstantes et que l'appareil de Golgi en résultant est souvent assez difficile à mettre en évidence, soit que le résultat soit entièrement négatif, soit qu'il soit positif ailleurs dans le cytoplasme.

Parfois en effet l'on n'obtient, ainsi que nous l'avons noté antérieurement avec **J. Painlevé** (1924 *c*), qu'un précipité d'argent ou d'osmium métallique à la périphérie ou dans les intervalles des

1. **Fauré-Fremiet** pense que l'« iodure d'osmium » de **Champy** est bien plutôt un osmyl¹sel.

vacuoles protoplasmiques, ces dernières restant réservées en clair. L'un des résultats du mémoire actuel est la démonstration du fait que l'imprégnation peut en effet atteindre, à la périphérie ou dans l'intervalle des vacuoles, soit les *lipoides diffus* accumulés à leur contact, soit *certaines éléments du chondriome* intimement accolés aux vacuoles ou serpentant entre elles, soit à la fois les lipoides diffus et ce chondriome.

Pourquoi en est-il ainsi? Parce que les *lipoides diffus* existent autour des vacuoles en plus grande quantité que dans le reste du cytoplasme, et parce que ce chondriome est aussi plus riche en lipoprotéiques que le reste du chondriome (**M. et M. Parat**, 1928). Or, il est indéniable que ces substances lipoprotéiques offrent une certaine « attraction » pour l'argent et l'osmium. Si, pour une raison ou pour une autre (lenteur ou insuffisance de fixation, diffusion des substances vacuolaires en dehors des vacuoles, etc.), l'« attraction » qu'exerce le vacuome sur ces mêmes réactifs n'a pas été d'emblée assez puissante pour les retenir au sein des éléments vacuolaires, ce sont les substances ou formations périvacuolaires qui profiteront de l'imprégnation.

Cela est naturellement d'autant plus fréquent que ces formations apparaissent plus riches en lipoprotéiques, comme c'est le cas, réellement *hypertrophique*, au niveau des soi-disant dictyosomes des cellules sexuelles. Or, un ensemble de considérations morphologiques et histochimiques (p. 241) nous a fait admettre que ces soi-disant dictyosomes des cellules sexuelles n'étaient pas autre chose que des chondriosomes modifiés (lépidosomes) confirmant ainsi les résultats de **Fauré-Fremiet** et de **Karpova** (p. 255). D'ailleurs, on voit littéralement grandir ces éléments, à partir de la spermatogonie, et de plus, dans l'œuf d'*Helix* (p. 266) où ils sont très bien représentés, tous les stades intermédiaires entre eux et les chondriosomes ordinaires sont visibles pendant une longue période où ces deux catégories d'éléments restent intimement mélangées. On ne peut qu'être frappé par la ressemblance de ce processus avec celui que **Guilliermond** a décrit dans les points végétatifs de la tige d'*Elodea canadensis* où l'on voit, au milieu d'un lot uniforme de chondriosomes, se différencier peu à peu des éléments qui seront les plastes (*chondriome actif* de **Guilliermond**.)

Mais la comparaison morphologique est encore plus suggestive si l'on rapproche les cellules sexuelles et les cellules somatiques, comme nous l'avons fait sur la figure XLV. La cellule A est une cellule pancréatique dont le dessin a été emprunté à **Morelle** (1925 *b*)

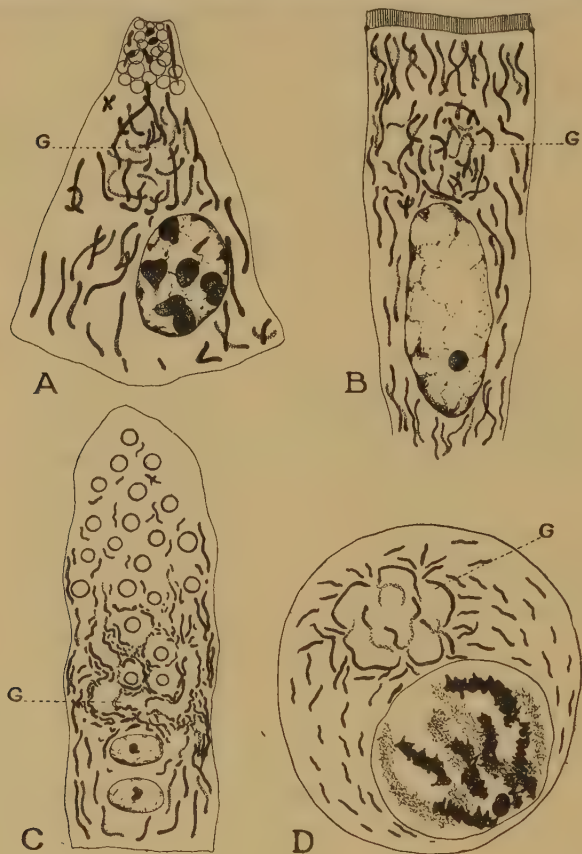


FIG. XLV. — Le chondriome périvacuolaire (de la zone de Golgi) et le chondriome ordinaire de quelques cellules somatiques et sexuelles.

A Cellule pancréatique (adaptée de **Morelle**); B : Cellule intestinale; C Cellule épидидymaire de Lézard; D Spermatocyte de Discoglosse.
Même orientation, dans la zone de Golgi, du chondriome périvacuolaire des cellules somatiques et de celui du spermatocyte (lépidosomes).

et légèrement modifié; dans la figure XLVI, on reconnaît le vacuome de cette cellule. Dans la figure XLV le chondriome de la zone vacuolaire (G) a été fidèlement représenté. **Morelle** est à peu près le seul auteur, qui, même en l'absence d'examen vital, ait reconnu l'existence, l'orientation et le comportement spéciaux de ce chondriome,

ses résultats étant en parfait accord avec nos résultats *in vivo* (p. 187 et fig. 5, pl. IV). La cellule B est une cellule intestinale dont le vacuome a été représenté fig. XLVI et le chondriome, fig. XLV; on observera une orientation et un comportement du chondriome péri-

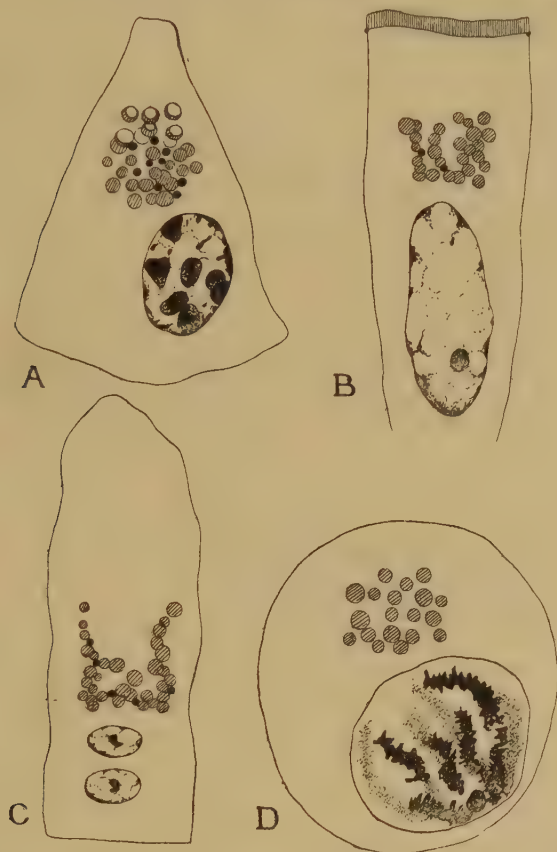


FIG. XLVI. — Le vacuome des cellules de la figure XLV (schématique).

A Cellule pancréatique. B Cellule intestinale.
C Cellule épидидymaire. D Spermatoocyte.

vacuolaire¹ tout à fait analogues. La cellule C est une cellule de l'épididyme de Lézard (cf. p. 204); son vacuome (fig. XLVI) a une disposition un peu spéciale à laquelle le chondriome s'est adapté (fig. XLV, en G). Enfin, la cellule D est un spermatoocyte de Discoglosse (cf. p. 242); le vacuome, comparable aux lysosomes de

1. Il est possible que Champy (1911) ait observé une partie de ce chondriome.

Champy (notre fig. XLIV) a été représenté dans la figure XLVI. Les lépidosomes (en G) présentent exactement les mêmes rapports et le même comportement que le chondriome périvacuolaire des cellules somatiques.

Nous apportons donc les preuves morphologiques et histochemiques de l'homologie des lépidosomes avec les chondriosomes périvacuolaires des cellules somatiques. Tout chondriosome périvacuolaire présente une orientation différente de celle du reste du chondriome cellulaire; il présente aussi une composition chimique quantitativement différente (**M. et M. Parat**, 1928), cette propriété atteignant son maximum dans les lépidosomes des cellules sexuelles. Et cette différence nous explique pourquoi les imprégnations métalliques mettent fréquemment en évidence ce chondriome et *lui seul* (v. par ex. les cellules nerveuses jeunes, p. 153; la cellule pancréatique des Sélaciens, p. 182; la cellule pancréatique des Amphibiens, p. 191; la cellule épидидymaire des Mammifères, p. 202; la cellule cartilagineuse, p. 213, etc.). Cette électivité est d'ailleurs loin d'être absolue, car on observe parfois que les deux catégories de chondriome ont été noircies; c'est par exemple le cas de l'épididyme du Léopard (fig. XXIX). Les observations de **Pensa** qui, nous l'avons vu, a été frappé de trouver dans le pancréas (cf. p. 191) et dans le cartilage (p. 211) une certaine continuité ou compénétration de son soi-disant appareil de Golgi avec le chondriome, fournissent un exemple typique de l'imprégnation simultanée du chondriome périvacuolaire et du chondriome ordinaire. **Deineka**, rappelons-le (cf. p. 84), a fait à ce sujet de très belles observations sur le tissu conjonctif; nous avons (fig. XLVII) rapproché certaines de ses figures (A et B), où l'on remarque parfaitement le chondriome périvacuolaire (*polarer chondriombesirk* de **Deineka**), d'une de nos observations vitales (C) qui détermine l'emplacement du vacuome. **Jordan** (p. 84) a fait des observations similaires et plus récemment, **Tschassownikow** (p. 85) est arrivé à un résultat analogue; nous avons figuré en regard d'une de ses observations (fig. XLVIII, A et B) le vacuome des cellules stomacales; observé *in vivo* (fig. XLVIII, C). L'opinion de **Karpova** (p. 255) est également en accord avec ces faits.

Or, il est à noter qu'à part ces quelques auteurs, à part aussi

Benoît¹ (cf. cellule épидидymaire, p. 197) la plupart des cytologistes ont méconnu l'existence de ce chondriome et ont même nié sa présence (cf. **Nassonov**; cellule épидидymaire, p. 193) en cette zone sécrétogène où il est cependant particulièrement abondant; sa prétendue absence en cette zone sert même pendant longtemps

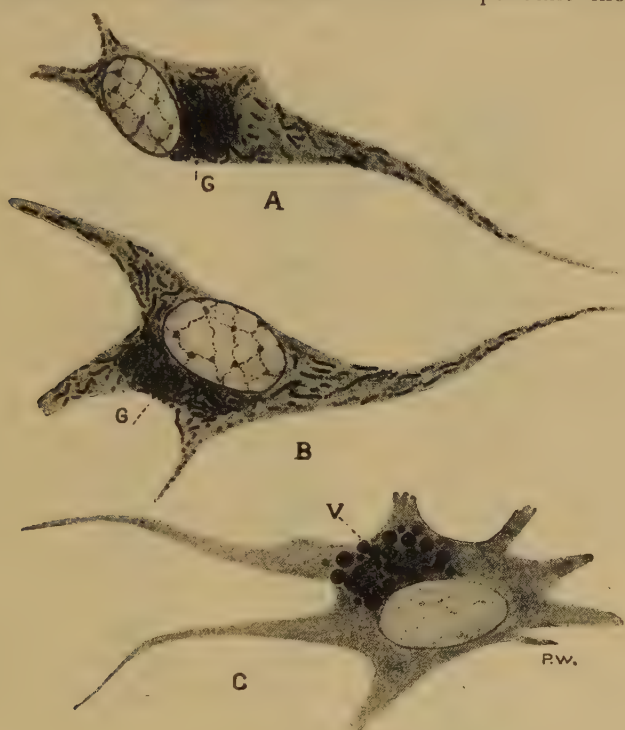


FIG. XLVII. — Cellules mésenchymateuses d'un fœtus de Porc; A et B d'après **Deineka** (1914).

A et B. On voit dans la zone G (zone de Golgi) une coloration diffuse foncée due à l'imprégnation des lipoides diffus. Le chondriome y est accumulé, et son orientation est différente (*district polaire* du chondriome, de **Deineka**).

C La zone G correspond à la zone du vacuome v, coloré vitalement par le Rouge Neutre.

d'argument en faveur de la transformation directe du chondriome en grains de sécrétion. Aussi, la plupart des auteurs ont-ils méprisé l'opinion de **Deineka**, **Jordan** et **Tschassownikow** sur la nature chondriosomique de certains réseaux de Golgi : imprégnant pourtant ce chondriome, mais sans le reconnaître, ils ne pouvaient

1. Nous devons mentionner aussi **Konopacki** (1927) qui a nettement distingué deux catégories de chondriomes dans l'ovogénèse de *Rana*.

admettre (et pour cause!) l'homologation de cette catégorie d'appareil avec le *trophospungium* de Holmgren (vacuome) (p. 85).

Pouvaient être invoqués également contre l'identification de l'appareil de Golgi avec le *trophospungium* ou le vacuome (lacunome de Corti) les résultats d'imprégnation de lipoides diffus périvacuolaires, comme l'a fait P. Weiner (1925; fig. 4, pl. 2) dans l'ovogénèse;



FIG. XLVIII. — Cellules de revêtement de la muqueuse gastrique d'Axolotl. A et B (d'après Tschassownikow) en G, le *district polaire* (zone de Golgi) du chondriome ceignant le vacuome réservé en clair.

C Le vacuome v de ces cellules.

de cette nature, sont le « noyau central » de Benoît (p. 194) dans l'épididyme, ou encore certaines figures observées par Nassonov (fig. XXVIII, A et E) et par nous-même dans le même objet (fig. XXIX et XXX) ou dans la cellule pancréatique (fig. XXVI, B).

Enfin, une catégorie fort importante d'images artificielles est celle que l'on obtient fréquemment, surtout avec les imprégnations

osmiques, et qui résulte, dans la zone périvacuolaire, d'un « démasquage » (**Ciaccio**) progressif de lipoides, croissant avec le temps d'imprégnation. **Morelle** (p. 80 et 174), **Ludford** (p. 80) ont suivi ce processus, à la fois dans l'épaisseur des pièces et dans le temps, mais l'ont mal interprété : on sait que **Morelle** (p. 175) invoque une « coagulation » due à l'imprégnation. Or, on a vu dans une série de cas (p. 110, 153, 181, 189, 198, 206, 239) que les lipoides périvacuolaires sont parfaitement décelés par la première technique de Ciaccio, à l'état diffus, tandis que le procédé de démasquage du même auteur (p. 125) démontre catégoriquement que ces mêmes lipoides deviennent *figurés* (grains, cordons, lamelles) à la suite d'une véritable libération, d'une « lipophanérose » artificielle résultant de la destruction, de la digestion du substratum protéique. **Morelle** (p. 175) admet que cette soi-disant coagulation peut amener la formation de canalicules trophospongiaux; **Ciaccio** pense que le vacuome (lyosomes, trophosponge, lacunome) résulte d'une telle lipophanérose; ces deux opinions sont donc voisines; nous ne pouvons absolument pas y souscrire puisque nous avons personnellement démontré dans de nombreux cas et dans l'ovocyte de Perche avec Hope Hibbard (**Hibbard et Parat**, 1927 *a* et *b*) que les vacuoles préexistaient à cette lipophanérose et qu'elles subsistaient inchangées, postérieurement à elle.

L'opinion de **Morelle** et celle de **Ciaccio** touchent directement à la question de la préexistence du vacuome : la « tache » de Morelle, la « substance X », l'« ergoplasme » de Ciaccio seraient en effet *homogènes*. La tache de Morelle correspond aux lipoides périvacuolaires diffus; le fait de n'y point observer de vacuoles dépend uniquement de la qualité des préparations et n'a nullement été corroboré par l'examen vital. **Ciaccio** aurait vu cette zone homogène sur le vivant; une simple remarque suffit à faire douter de la valeur des observations vitales de l'auteur; comment une zone aussi riche en chondriosomes (fig. XLV) que la zone vacuolaire de la cellule pancréatique ou celle de la cellule intestinale, par exemple, peuvent-elles apparaître homogènes sur le vivant? D'autre part, puisque l'introduction d'un simple liquide physiologique dans une préparation vitale suffit, d'après **Ciaccio**, à faire apparaître des vacuoles par « démasquage », il nous paraît étrange ou voisin du tour de force que

l'auteur ait pu observer *in vivo* une zone homogène dans un élément d'après lui aussi fragile.

De plus, contre la tache de **Morelle** ou l'ergoplasme de **Ciaccio**, formations homogènes, parlent nos observations sur le développement embryonnaire (p. 287). Rappelons les faits : nous avons à faire à une cellule embryonnaire chargée de vitellus; ce vitellus est pauvre en eau mais va subir une hydratation progressive. Au stade où nous prenons cette cellule, elle ne renferme pas trace de vacuome, aussi est-elle incolorable par le rouge neutre; les imprégnations argentiques sont absolument négatives. Le vitellus s'hydrate, s'hydrolyse, se scinde en produits protéiques et en produits graisseux; les graisses émigrent vers la base de la cellule, les produits protéiques apparaissent sous forme de vacuoles colorables par le rouge neutre (granula de **Graeper** et **von Möllendorff**; cf. p. 97 et 295) et accolées aux plaquettes vitellines. Leur substance paraît être directement assimilée par le cytoplasme, ou parfois excrétée (**Hope Hibbard**, 1928 *b*); elles constituent sans doute, selon l'opinion de **Graeper**, un véritable intermédiaire entre le vitellus mort et l'albumine cellulaire vivante. Il en exsude ainsi jusqu'à l'épuisement complet du vitellus; les dernières formées constituent le vacuome définitif de la cellule; ce dernier n'est donc pas autre chose au début, tout au moins, que le produit, le résidu du métabolisme embryonnaire, ainsi que le pense **von Möllendorff** (p. 97 et 296). En somme, ce processus réalise dans la cellule animale embryonnaire celui que les botanistes ont décrit dans la graine qui germe : l'aleurone est l'homologue du vitellus; de l'aleurone naissent par hydratation les *primordia* des vacuoles (**Guilliermond**); du vitellus, naît de même par hydratation le vacuome de la cellule animale. Le parallélisme des deux ordres de phénomènes est quasi absolu, à tel point que dans les deux cas (**Guilliermond**, 1927 *a*; **Parat**) les résultats des imprégnations métalliques concordent exactement avec ceux des colorations vitales. Dans les deux cas, l'hydratation des réserves protéiques aboutit à la formation de « gouttes de substances aqueuses non miscibles au reste du cytoplasme » (**Von Möllendorff**, p. 97), à l'apparition au sein des lipoprotéiques du cytoplasme d'une véritable « phase aqueuse dispersée » (**Parat et Painlevé**). Mais dans la cellule animale, cette dernière n'est pas répartie un peu partout

dans le corps cellulaire; elle apparaît, au contraire, nettement polarisée. Or, c'est à ce moment seulement du développement embryonnaire, au moment où le vacuome se trouve définitivement constitué et localisé, que l'on peut déceler au contact des éléments vacuolaires une accumulation de lipoïdes diffus, accumulation qui était en sorte prévisible, en raison du principe de **Gibbs-Thomson**, à l'interface eau (vacuole) — lipoïdes (cytoplasme). C'est donc uniquement la présence de ces vacuoles et leur groupement en un amas assez dense qui impose au cytoplasme cette condensation de lipoïdes diffus venant constituer la soi-disant tache de **Morelle** ou l'ergoplasme de **Giaccio**. D'ailleurs, dans la cellule nerveuse, dans les ovocytes, dans la cellule cartilagineuse hypertrophiée, dans les cellules salivaires du Chironome, que deviendraient la « tache » ou l'« ergoplasme »? Ces cellules ne seraient-elles qu'une gigantesque tache ou un volumineux ergoplasme? La question soulevée par l'opinion de **Morelle** et celle de **Giaccio** nous ramène à la discussion de la préexistence des granula (vacuome) (cf. p. 96) posée aussi par **Avel** (p. 117) et elle est tranchée à notre avis par le fait qu'il est de nombreux cas indiscutables où, malgré la grande difficulté que l'on a à observer des éléments aussi peu réfringents que des vacuoles, le groupe qu'elles constituent est parfaitement visible sans coloration et dans les conditions les plus physiologiques et les plus vitales. Nous en avons donné de nombreux exemples (**Parat et Painlevé**). **Strangeways et Canti** (1927) qui concluent de leurs recherches sur les cellules en culture : « No trace of any structure which resembles Golgi apparatus can be seen... » ont pourtant remarqué dans la région de la centrosphère des granules peu réfringents paraissant bien être d'après leur description, des éléments du vacuome : « The centrosphere is seen as a distinct area lying as a cap over one side or end of the nucleus and contains a number of faint granules¹ and filaments. The mitochondria appear to be formed in this region and can be seen wandering out from it into the clear cytoplasme. »

Carrel et Ebeling (1926) ont figuré toute une série d'observations de fibroblastes en culture, avec ou *sans coloration vitale*; dans ce dernier cas, ils démontrent parfaitement l'existence de granules

1. Non souligné dans le texte.

(qui ne sont pas autre chose que le vacuome) qui correspondent après coloration au rouge neutre à leurs « N. R. vesicles ». Ils ont parfaitement démontré par une série d'expériences physiologiques fort intéressantes que ces « N. R. vesicles » localisées au *pôle actif* de la cellule varient de nombre et de taille avec le métabolisme de la cellule et qu'elles représentent « an organ which characterizes cells in a condition of metabolic activity ». Nous laisserons naturellement de côté leur interprétation sur la nature de ces « vésicules vides ou contenant un granule »... et sur la structure du cytoplasme, ne retenant que cette affirmation basée sur des faits d'observation indiscutables : « elles apparaissent comme des organites de grande importance, dont le développement est intimement lié à l'état physiologique de la cellule. Elles élaborent évidemment des substances qui sont soit utilisées par les cellules au cours de leur rapide prolifération, soit accumulées sous forme de réserves ou de produits destinés à être excrétés ».

Certes, ces auteurs reconnaissent que ces « N. R. vesicles » doivent avoir une fonction moins fondamentale dans la vie de la cellule que le chondriome, puisqu'elles diminuent et même disparaissent quelquefois dans des cellules à métabolisme exagérément réduit, alors que le chondriome persiste toujours; cette considération n'est nullement en désaccord avec notre conception : nous avons montré également la disparition du vacuome (et corrélativement de l'appareil de Golgi) dans des œufs mûrs (p. 283), dans des cellules kératinisées (p. 173) où il n'est déjà plus décelable alors que le chondriome subsiste encore; nous avons suivi la diminution progressive du nombre des vacuoles et leur disparition finale au cours de l'érythropoïèse (qui fera l'objet d'un travail ultérieur); mais dans toute cellule à métabolisme actif ou même dans toute cellule à métabolisme réduit mais destinée à rester en place au sein d'un tissu, nous avons toujours observé l'existence d'un vacuome. La plus ou moins grande abondance de ses éléments peut sans doute constituer un test de l'activité cellulaire, ainsi que les expériences de **Carrel et Ebeling** semblent le démontrer, et les recherches quantitatives de **Covell** (1927), si elles étaient poursuivies dans ce sens, pourraient être d'un gros intérêt.

L'hypertrophie du vacuome ne signifie d'ailleurs pas toujours

que la cellule est douée de propriétés particulièrement actives : les cellules chordales, par exemple, ou certaines cellules choroïdes (Spirographe) possèdent à un certain stade de leur développement une ou deux vacuoles, énormes et très semblables à certaines vacuoles végétales, qui marquent plutôt la fin d'une évolution.

En ce qui concerne les élaborations, nous nous trouvons d'accord avec **Renaut** (p. 89), avec **Evans et Scott** (p. 90), avec **Carrel et Ebeling** pour admettre que les vacuoles constituent un système fort important dans la cellule et qui mérite bien le nom d'*appareil de ségrégation*. Nous avons décrit en effet au sein des vacuoles la naissance des grains de sécrétion (p. 108, 185, 205), du vitellus (p. 273, 274, 279), de l'acrosome des cellules sexuelles mâles (p. 261), en somme de la plupart des substances protéiques solubles dans l'eau, non miscibles au cytoplasme, et réclamant pour leur formation un véritable processus de condensation et de *déshydratation*. Loin de nous cependant l'idée de faire des vacuoles de véritables *plasmosomes* au sens d'**Arnold** (p. 96); nous n'avons même pas pu, comme ce savant, mettre en évidence le rôle du vacuome dans la formation des graisses (p. 273) ou du glycogène (p. 132 et 170). Le vacuome, pour important qu'il soit de par ses propriétés physico-chimiques spéciales (pH et rH différents du reste du cytoplasme, par exemple, p. 300 et 316), n'est qu'un centre de condensation de certaines substances, qu'une sorte de *creuset* où s'achèvent des opérations commencées ailleurs. C'est dire que ses éléments n'ont en eux-mêmes aucune permanence, aucune individualité fixe et transmissible de génération en génération; seul, le groupement importe; seul, le *vacuome* est une entité, expression d'un équilibre cellulaire, chaînon du métabolisme cellulaire, « phase aqueuse dispersée » dont les éléments disparaissent et sont remplacés automatiquement par d'autres, dans une zone du cytoplasme à laquelle ils impriment un caractère particulier, qui naît avec eux (dans certaines cellules embryonnaires) qui disparaît avec eux lors de la disparition totale de leur groupement (certains œufs mûrs, cellules kératinisées, hématies, etc.) ou qui se dissocie en même temps qu'ils se dispersent (ovocyte, cellule nerveuse, etc.). Le cas des granula ou vacuoles provoqués artificiellement par les colorants acides (p. 94) ou par les colorants basiques accumulés en excès (*crinome* de **Chlopin**) est par-

ticulièrement instructif à cet égard : ces colorants s'accumulent d'abord où ils peuvent, dans la zone normale du vacuome, puis ils en dépassent les limites ainsi que **Chlopin** (1928) l'a montré.

Ces colorants entraînent donc la formation d'un vacuome, d'un appareil de Golgi, artificiels et mécaniquement repoussés vers le bas, plus bas que la zone normale de l'appareil. Or, au contact des vacuoles néoformées, nous avons pu observer l'accumulation quasi automatique de *lipoïdes diffus*; en outre, (p. 188) le chondriome prend au contact de ces nouvelles vacuoles les dispositions caractéristiques qu'il présente dans la zone à vacuoles normales. L'appareil de Golgi peut être ainsi étendu jusqu'à la base de la cellule c'est-à-dire dans un endroit où n'existaient cependant aucune « tache » ou aucun « ergoplasme ». C'est à la lueur de ces faits que doivent être, à notre avis, interprétés les résultats de **Jassvoïn** (1925) et de **Nassonov** (1926 a). Ils se trouvent en accord avec certains phénomènes normaux de déplacements de l'appareil, signalés par **Giroud** (1926-1928) et **Turchini** (1926-1927), phénomènes qui ne sauraient en rien indiquer la polarité physiologique de la cellule. Ils montrent en outre que la zone de Golgi peut s'étendre ou se déplacer lors de l'apparition de nouveaux éléments du vacuome.

Nous en arrivons donc dans certains cas à la conception d'une zone méritant d'être appelée « zone de Golgi », terme qui, à nos yeux, n'est qu'une expression topographique commode susceptible d'indiquer que le vacuome est un groupement d'éléments entraînant l'accumulation locale de lipoïdes diffus et d'une certaine partie du chondriome. Les limites de la zone en question sont essentiellement factices, puisque fonction du nombre et du volume des vacuoles, partant, de la place que leur groupement occupe dans le cytoplasme. Il n'y a pas de zone, il n'y a qu'un « système », lorsque les éléments sont disséminés (cellule nerveuse, etc...). Toute vacuole de cellule normale ou tout produit vacuolaire ayant gardé certaines propriétés du vacuome (comme une certaine colorabilité au rouge neutre, ou une certaine imprégnabilité par les agents métalliques) ne fait pas, ou ne fait plus partie du *vacuome* s'il ne possède pas les propriétés fondamentales suivantes : être colorable par les colorants vitaux basiques; être imprégnable par les agents métalliques; entraîner de la part du cytoplasme ou de certains de ses

constituants, soit immédiatement, soit après une certaine évolution, des modifications locales de composition ou d'orientation (accumulation de lipoides diffus, hypertrophie et orientation spéciale du chondriome) dues aux forces physico-chimiques en présence (charge électrique, tension superficielle, etc.); être essentiellement aqueux et ne renfermer que des cristalloïdes, ou des colloïdes très généralement protéiques et de réaction acide (p. 300) (peut-être aussi certains hydrates de carbone); ne contenir aucune graisse ou lipotide; présenter des potentialités physiologiques évolutives et non pas dégénératives; faire partie d'une zone ou d'un *système* dont l'existence est liée au métabolisme de la cellule et qui est indispensable à ce métabolisme, que ce système soit localisé ou diffus dans la cellule; posséder de ce fait l'ensemble des caractéristiques morphologiques, physico-chimiques et physiologiques des autres éléments de ce système; en un mot, présenter avec ces derniers des liens ou des rapports topographiques ou un comportement morphologique semblables, en même temps qu'une fonction physiologique commune. Cette définition élimine donc du vacuome les vacuoles phagocytaires de certaines cellules, et, comme l'ont fait récemment (sans se servir du terme *vacuome*) **Carrel et Ebeling** et **Rumjantzeff** (1927), les vacuoles dégénératives; elle écarte toutes les gouttelettes adipeuses (p. 89) et toutes les enclaves (glycogène par exemple) qui, tout en laissant (p. 89) par leur départ après fixation une lacune dans le cytoplasme, comme le font souvent les éléments du vacuome, ne rentrent cependant pas dans les cadres de ce dernier. Les éléments du vacuome de la cellule cartilagineuse par exemple n'ont rien à voir avec les « vacuoles » qu'on y figure (fig. I; 4, *va*) et qui ne sont pas autre chose, nous l'avons vu, que des plages glycogéniques altérées (p. 217).

Une question se pose : lorsqu'il existe une « zone », à quoi tient cette accumulation au « pôle mondial » (**Cajal**) ou « pôle actif » (**Carrel et Ebeling**) de la cellule? A quoi tient cette polarité, toutes réserves étant faites sur les indications physiologiques que l'on peut en tirer (p. 334)? A l'action attractive du centrosome? Le problème est en discussion depuis de longues années; **Barinetti**, **Massenti** et plus récemment **Corti** (1924) puis **Giroud** (1928) y ont apporté une contribution intéressante. Il est de fait que dans de nombreux

cas, cette zone vacuolaire correspond à l'emplacement du centrosome : cellules cornéennes (Zawarzin, Parat et Painlevé), ovocytes jeunes (Parat et Painlevé, 1925 b), fibroblastes (W. Lewis, 1919), etc... Nous apporterons un autre fait positif : le cas de la cellule intestinale; Champy (1911) y a décrit un centrosome en une position qui correspond sensiblement à celle de l'appareil de Golgi, Corti conteste le fait. La figure XLIX, A montre l'appareil de Golgi (vacuome) d'un Chat nouveau-né; la figure B représente l'intestin du

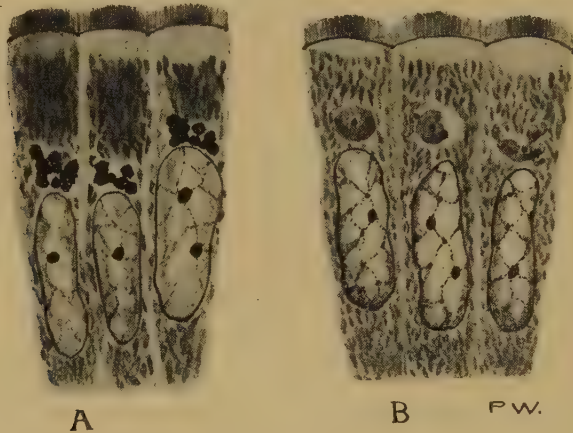


FIG. XLIX. — Intestin de Chat nouveau-né.

A Imprégnation osmique du vacuome.

B Le contenu du vacuome a été conservé par la fixation, soit avec altération (les deux cellules de gauche), soit à peu près intact (cellule de droite). Dans les deux cas, on voit au centre le centrosome.

même animal fixé au Bouin-Hollande, et coloré par la triple coloration de Preuant. Le vacuome est visible sous forme d'un *coagulum* vert (mucoïde par conséquent) sur fond rose, et ce cas est à ajouter à ceux qui ont été signalés précédemment (p. 153, 237 et 244); ce *coagulum* est soit massif (à gauche dans la figure) soit très comparable au vacuome *in vivo* ou imprégné (cellule de droite). Dans toutes les cellules et dans toutes les coupes on trouve au milieu de cette zone un centrosome simple ou double, volumineux et indiscutable.

Cependant, dans certaines cellules, ovocytes âgés par exemple, le centrosome semble exercer au contraire une action répulsive. Dans d'autres cas enfin, il n'y a aucune coïncidence entre la position

du centrosome et celle du vacuome (appareil de Golgi). C'est ainsi que dans les spermatocytes d'*Helix* au repos la position du vacuome (p. 229 et fig. L, A) correspond manifestement à l'un des points de l'axe cellulaire (*ac*); or, s'il est souvent possible au cours des mitoses d'observer que le vacuome est groupé autour du centrosome, il n'est pas rare (p. 231 et fig. L, B) de le rencontrer dans un endroit tout différent (fig. L, *v*). **Giroud** en a donné récemment d'autres exemples suggestifs.

* * *

En résumé, au cours de notre étude morphologique, nous avons constamment rencontré dans toutes les cellules, somatiques ou sexuelles, deux catégories d'éléments protoplasmiques : le *chondriome* et le *vacuome*; nous avons vu que le vacuome est généralement localisé à une zone que nous avons appelée zone de Golgi (fig. LI), zone qui doit son existence et ses caractéristiques aux éléments vacuolaires; ceux-ci, fortement hydratés entraînent, en effet, à leur

contact immédiat avec le reste du cytoplasme une accumulation souvent intense de lipoides diffus, en vertu du principe de **Gibbs-Thomson**. Les éléments du vacuome exercent en outre, dans cette zone, par un simple effet de tension superficielle, une vive attraction sur le chondriome dont chaque élément ceint ou embrasse une ou plusieurs vacuoles. Ce chondriome montre lui-même une certaine tendance à une accumulation plus intense des constituants chimiques normaux de tout chondriome; il a une propension mar-

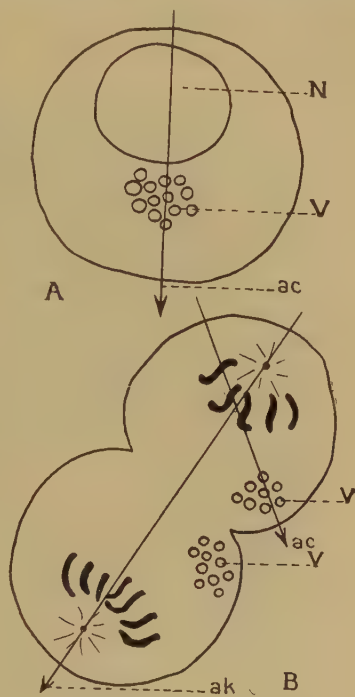


FIG. L. — Spermatocytes d'*Helix*.

- A Au repos : le vacuome *v* est dans l'axe cellulaire *ac*.
 B En division : *ak* : axe de la figure de division; *v* : vacuome; *ac* : le futur axe cellulaire.

quée à l'hypertrophie, d'où parfois quelques modifications de sa morphologie (lépidosomes) et de ses caractères physiques. Le chondriome de la cellule animale présente donc, comme celui de la cellule végétale, deux catégories d'éléments : les *éléments ordinaires* dont les manifestations d'activité physiologique sont peu perceptibles à nos sens et les éléments de la zone de Golgi ou *éléments*

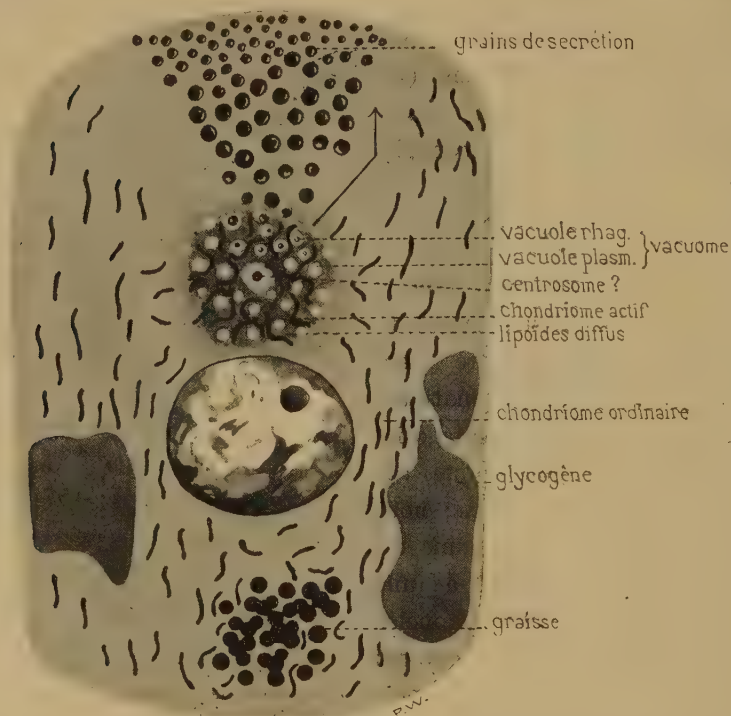


FIG. LI. — Schéma d'une cellule animale polarisée. La flèche indique le sens de l'évolution du vacuome en produits de sécrétion qui quittent la zone de Golgi.

actifs puisqu'il est morphologiquement manifeste qu'ils sont localisés au niveau de la zone la plus active du cytoplasme, la « *secretogenous area* » de **Saguchi**. De plus, nous avons vu que le vacuome, qu'il soit localisé dans une zone, zone de Golgi, ou qu'il soit réparti, disséminé dans toute l'étendue de la cellule, présente toujours des rapports topographiques assez étroits avec le noyau. Quelles relations physiologiques peuvent exister entre ces différents constituants cellulaires?

Si nous en croyons **Collip** et **Robertson** (1926 *b*) le noyau serait un véritable magasin d'amino-acides nécessaires pour remplacer les électrolytes inorganiques qui lui manquent (**Mac Callum**) et capables, à la place de ces derniers, de maintenir une pression osmotique équivalente à celle du cytoplasme ambiant. Par un principe analogue à celui de l'équilibre de Donnan, nous devons trouver de telles substances relativement concentrées dans le noyau, juste comme nous trouvons des électrolytes minéraux en grande concentration à l'intérieur du cytoplasme. Cette concentration d'amino-acides intranucléaires sera donc intimement liée aux forces osmotiques et tout échange de ces substances entre noyau et protoplasme sera régi par ces forces.

La membrane nucléaire, imperméable aux électrolytes minéraux, doit donc être perméable aux amino-acides de telle sorte que si la concentration du cytoplasme en amino-acides, si faible qu'elle soit, diminue, il puisse y avoir issue d'amino-acides hors du noyau et *vice versa*. **Robertson** (1926 *b*) admet la nature électrique du phénomène. Et, en fait, une membrane électriquement polarisée est de celles qui possèdent les propriétés réclamées par **Collip** pour la membrane nucléaire. Les effets d'une telle surface sur les orbites des ions s'approchant d'elle sont représentés sur la figure LII, due à **Robertson** où l'on voit la surface nucléaire négativement chargée, tandis que le cytoplasme ambiant est indiqué comme possédant une charge positive. Tout ion positivement chargé sera repoussé par la charge positive de la surface cytoplasmique; tout ion chargé négativement pénétrera la couche positive mais sera arrêté par la couche négative. Une substance amphotère en solution de réaction ionique voisine de son point isoélectrique, fournit des ions à double charge. De tels ions seront polarisés par la double couche électrique elle-même et présenteront leur charge négative à la couche positive et leur charge positive à la couche négative de telle sorte qu'ils pourront entrer et sortir sans aucune difficulté.

La concentration en ions à double charge dans une solution d'une substance amphotère croît rapidement au fur et à mesure que la réaction du milieu approche du point isoélectrique de cette substance. Il en résulte que la pénétration à l'intérieur du noyau par un amino-acide sera d'autant plus difficile que la réaction du milieu sera plus

éloignée du point isoélectrique de cet amino-acide. Si tous les amino-acides qui entrent dans le cytoplasme se présentent en concentration égale à la surface du noyau, l'acide aminé dont le point isoélectrique se rapprochera le plus du pH du cytoplasme sera l' élu et sera emmagasiné plus rapidement que ses congénères. Ainsi donc, la concentration d'un amino-acide à l'intérieur du noyau dépendrait avant tout, pour **Robertson**, des rapports plus ou moins intimes que



FIG. LII. — Effet de la polarisation électrique sur la perméabilité du noyau aux ions (d'après **Robertson**, 1926 b).

En haut : un ion positif est repoussé par la charge cytoplasmique positive.

En bas à gauche : un ion négatif dépasse la couche positive mais est repoussé par la charge nucléaire négative.

En bas à droite : un ion à double charge présente sa charge négative à la couche positive, et sa charge positive à la couche négative; il peut entrer et sortir sans difficulté.

présente son point isoélectrique avec le pH de la cellule. Or, nous avons vu (p. 300) que le pH du cytoplasme était très généralement au voisinage de 7,0 et qu'il en était de même pour le noyau; on conçoit alors l'importance de cette notion pour des recherches futures.

Qu'il y ait maintenant issue d'amino-acides hors du noyau, il est vraisemblable, comme l'admet **Robertson** (1926 b), que ces amino-acides seront ségrégés par le chondriome. Cette ségrégation

est d'autant plus vraisemblable après ce que nous savons de la surface développée par les éléments du chondriome (**Lecomte du Nouy et Cowdry**, p. 77), et ce que nous connaissons des phénomènes d'adsorption sélective observés au niveau de ces éléments (**Cowdry**, p. 76).

On voit que les cytophysiologistes modernes sont à peu près d'accord sur une théorie qui n'est pas autre chose que celle des *électosomes* de **Regaud**. Mais cette fonction « pexique » du chondriome va avoir une conséquence sur laquelle a insisté **Robertson** (1926 a) et qui doit être de la plus haute importance pour la synthèse des protéines. Les lipoides mitochondriaux vont en effet, selon toute vraisemblance, imposer aux molécules amino-acides une orientation toute particulière. Les amino-acides, à l'exception des acides hétérocycliques (histidine, proline, etc.), et des acides diaminés (arginine, lysine, etc.), consistent, on le sait, en groupements actifs — COOH et — NH² liés à une chaîne hydrocarbonée de longueur variable. Or, des travaux de **Langmuir** sur l'orientation des molécules d'acides gras à la surface d'une phase aqueuse, et de ceux de **Harkins** sur l'orientation des molécules contenant d'autres groupements actifs comme le groupement amino-acide lui-même, il résulte qu'à la surface d'une phase lipoides les groupements — COOH et — NH² des amino-acides sont orientés vers la « phase aqueuse » tandis que les radicaux hydrocarbonés lyotropes sont orientés vers la phase lipoidique et plongent même probablement dedans (fig. LIII). Les mouvements des molécules sont ainsi limités à la rotation autour de l'axe de la chaîne hydrocarbonée et les groupements actifs se trouvent de la sorte en une concentration telle à la surface de la phase aqueuse qu'il ne paraît pas possible d'en obtenir une semblable par aucun autre procédé. On conçoit de ce fait que les synthèses soient au sein de la cellule remarquablement complètes et qu'elles atteignent un degré inégalable jusqu'ici *in vitro*.

Nous venons, à la suite de **Langmuir**, de **Harkins**, et de **Robertson** de parler de « phase aqueuse » et de « phase lipoidique ». La phase lipoidique est bien connue; c'est d'elle que nous partons, c'est le *chondriome*, mais la « phase aqueuse » *postulée* par le physiologiste qu'est **Robertson**, où la trouvons-nous dans la cellule, sinon dans la zone de Golgi? Le *vacuome* n'est-il point le deuxième terme

du système, n'est-il pas le deuxième élément du *couple indispensable à la réalisation de toute synthèse*? Morphologie et Physiologie semblent se recouper ici admirablement : le couple *chondriome actif + vacuome* réalise le système *phase lipoïdique + phase aqueuse* reconnu comme le plus actif dans la synthèse des protéines.

Mais ce n'est pas tout; la question des synthèses biochimiques est dominée par celle des *oxydations*. Deux grandes théories sont ici en présence : celle de **Warburg**, qui ne vise que les oxydations aux dépens de l'oxygène moléculaire activé par l'agent catalytique

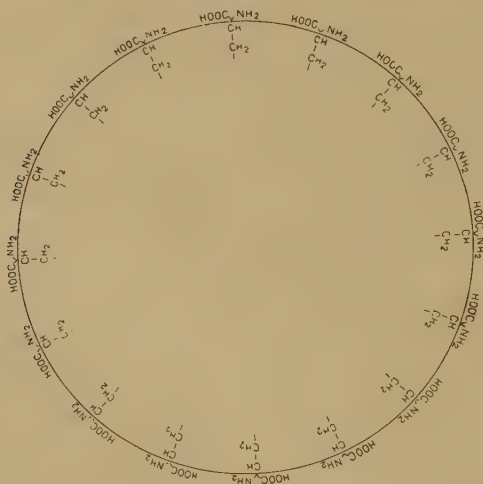


FIG. LIII. — Montrant l'orientation des amino-acides à la surface d'une mitochondrie (d'après **Robertson**, 1926 a).

qu'est le fer, et celle de **Wieland** qui rend compte de toutes les oxydations à l'abri de l'air en supposant qu'elles se font par déshydrogénation.

Wurmser (1927) (p. 319) a brillamment démontré que ces deux théories sont toutes deux trop exclusives. Pour lui, seuls les premiers stades de l'oxydation sont *liés* à des déshydrogénations; *toutes les synthèses sont des réductions*. La suite de l'oxydation n'est sans doute pas liée aux synthèses. C'est une oxydation par *activation d'oxygène moléculaire*, c'est une *oxydation indépendante* qui ne correspond à aucune élévation de potentiel chimique; elle doit être rapprochée des oxydations banales du type respiratoire; elle aboutit « à l'oxy-

dation de l'hydrogène dégagé par les corps réducteurs au début de leur dégradation et des restes moléculaires provenant de ces premiers stades d'oxydation ». En somme, pour **Wurmser**, les deux processus (*mobilisation d'hydrogène et activation d'oxygène*) doivent exister simultanément pour qu'une oxydation soit réalisée dans la cellule.

Or, le cytoplasme en général, et le chondriome plus particulièrement, surtout dans la zone de Golgi, nous ont paru constituer des lieux de réduction fort importants (p. 316 et 318); c'est donc vraisemblablement à leur niveau que doivent s'accomplir les oxydations liées; le rôle catalytique du chondriome (**Nageotte**, p. 75) ne semble en effet pas faire de doute en ce qui concerne l'activation de l'hydrogène, *in vivo* (p. 317). Mais, étant donné que nous refusons au noyau, après **Rapkine et Wurmser** (p. 310), le rôle de lieu d'oxydation défendu par **Lillie, Unna**, etc., devons-nous admettre comme **Rapkine et Wurmser** (p. 310) que c'est seulement à la périphérie de la cellule que se font les oxydations aux dépens de l'oxygène libre? Non, car l'expérience (p. 315 et 318) nous apprend que le vacuome constitue un important lieu d'oxydation¹ et ce, à proximité même du lieu de réduction. Ici encore, le couple morphologique : *chondriome actif + vacuome* réalise le couple physiologique postulé, le couple *oxydation liée + oxydation indépendante*.

Index bibliographique.

En raison du nombre considérable des références concernant l'appareil de Golgi, nous n'avons coté dans notre bibliographie que les travaux *analysés dans ce mémoire*, renvoyant aux revues générales pour des renseignements plus complets. Pour les colorations vitales nous renvoyons à **Von Möllendorff** (1920) et à **Parat** (1927a); pour l'histochimie, à **Parat** (1927c); pour le pH intracellulaire, à **Reiss** (1926c) et à **Parat** (1928b).

ARNOLD J., 1914. — Ueber Plasmastrukturen und ihre funktionelle Bedeutung. *Gustav Fischer*, Jena.

AVEL M., 1923. — Sur l'évolution du chondriome au cours des premiers stades de la vitellogénèse chez la Grenouille rousse. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. LXXXIX, p. 1319-1322.

— 1925a. — Le mécanisme de la coloration des mitochondries par le bleu de méthylène dans le rein des Amphibiens. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCII, p. 870-871.

1. Qu'il s'agisse d'activation de l'oxygène moléculaire au niveau de l'interface « phase lipodique + phase aqueuse » ou de l'action d'oxydases (?) contenues dans les vacuoles.

- AVEL M., 1925b. — Sur les propriétés physiques de l'appareil de Golgi des éléments génitaux des Pulmonés. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIII, p. 26-28.
- 1925c. — Sur les propriétés de coloration de l'appareil de Golgi des éléments génitaux des Pulmonés. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIII, p. 161-163.
- 1925d. — Vacuome et appareil de Golgi chez les Vertébrés. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, t. CLXXX, p. 959-960.
- 1925e. — Appareil de Golgi et vacuome. *Bull. d'Hist. Appl.*, t. II, p. 262-272.
- BEAUCHAMP P. DE, 1906. — Les colorations vitales. *L'Année Biol.*, t. XI, p. xvi-xlii.
- BENOIT J., 1925. — Recherches anatomiques, cytologiques et histophysiologiques sur les voies excrétrices du testicule chez les Mammifères. *Thèse Méd.*, Strasbourg, et *Arch. d'Anat. d'Hist. et d'Embryol.*, t. IV.
- BENSLEY R. R., 1910. — On the nature of the canalicular apparatus of animal cells. *Biol. Bull.*, vol. XIX.
- BERGEN F. von, 1904. — Zur Kenntnis gewisser Strukturbilder (« Netzapparate », « Saftkanälchen », « Trophospongien ») im Protoplasma verschiedener Zellarten. *Arch. f. Mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd. LXIV, p. 498-574.
- BESTA C., 1910. — Sull'apparato reticolare interno (apparato del Golgi) della cellula nervosa. *Anat. Anz.*, Bd. XXXVI, p. 476-487.
- BHATTACHARYA D. R., 1925. — Les inclusions cytoplasmiques dans l'oogenèse de certains reptiles. *Thèse Sciences*. Paris.
- 1927. — The Golgi apparatus and vacuome theory. *Allahabad University Studies* (India), p. 1-18.
- BIALKOWSKA W., et KULIKOWSKA Z., 1911. — Ueber den Golgi-Kopschischen Apparat der Nervenzellen bei den Hirudineen und Lumbricus. *Anat. Anz.*, Bd. XXXVIII, p. 193-207.
- 1912. — Ueber den feineren Bau der Nervenzellen bei verschiedenen Insekten. *Bull. Internat. Acad. des Sc. de Cracovie; Cl. des Sc. Math. et Nat., Sér. B : Sc. Nat.*, p. 450-462.
- BOWEN R. H., 1922a. — On the idiosome, Golgi apparatus, and acrosome in the male germ cells. *Anat. Rec.*, vol. XXIV, p. 159-180.
- 1922b. — On certain features of spermatogenesis in amphibia and insects. *Am. Journ. Anat.*, vol. XXX, p. 1-24.
- 1924a. — On the acrosome of the animal sperm. *Anat. Rec.*, vol. XXVIII.
- 1924b. — On a possible relation between the Golgi apparatus and secretory products. *Am. Journ. Anat.*, vol. XXXIII.
- 1926a. — The Golgi apparatus — its structure and functional significance. *Anat. Rec.*, vol. XXXII, p. 151-193.
- 1926b. — Studies on the Golgi apparatus in gland cells. I. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. LXX.
- 1926c. — Studies. II. *Ibid.*, vol. LXX.
- 1926d. — Studies. III. *Ibid.*, vol. LXX.
- 1926e. — Studies. IV. *Ibid.*, vol. LXX.
- 1927. — Golgi apparatus and vacuome. *Anat. Rec.*, vol. XXXV, p. 309-334.
- BRAMBELL F. W. R., 1923. — The activity of the Golgi apparatus in the neurones of *Helix aspersa*. *Journ. of Physiol.*, vol. LVII.
- 1924. — The nature and origin of yolk. Experimental studies of the oocytes of *Helix aspersa* and *Patella vulgata*. *British Journ. Exper. Biol.*, vol. I, p. 501-517.
- 1925a. — The part played by the Golgi apparatus in secretion, and its subsequent reformation in the cells of the oviducal glands of the fowl. *Journ. of Roy. Micr. Soc.*, p. 17-30.
- 1925b. — The oogenesis of the fowl. *Phil. Trans. of the Roy. Soc. London, Sér. B*, vol. CCXIV, p. 113-151.
- BRAMBELL F. W. R., and GATENBY J. R., 1923. — On the supposed homology of the Golgi elements of the mammalian nerve cell and the nebenkern batonnets of the genital cells of Invertebrates. *Sc. Proc. of the Roy. Dublin Soc.*, vol. XVII (N. S.).
- BREMER F., 1913. — Contribution à l'étude histophysiologique de la sécrétion externe du pancréas chez le chien. *Ann. et Bull. de la Soc. Roy. des Sc. Med. et Nat. de Bruxelles*, 71^e année, p. 82-104.

- BROOKS M. M., 1926. — Studies on the permeability of living cells. VI. The penetration of certain oxidation-reduction indicators as influenced by pH; estimation of the rH of Valonia. *Amer. Journ. of Physiol.*, vol. LXXVI, p. 360-379.
- CAJAL R. Y., 1915. — Algunas variaciones fisiológicas y patológicas del aparato reticular de Golgi. *Trab. del Lab. de Invest. biol.*, t. XII, p. 127-227.
- CANNAN, CLARK et COHEN. — Cité par Needham (1926c).
- CARREL A., et EBELING A. H., 1926 a. — The fundamental properties of the fibroblast and the macrophage. I. The fibroblast. *Journ. Exper. Med.*, vol. XLIV, p. 261-284.
- 1926b. — The fundamental properties of the fibroblast and the macrophage. II. The macrophage. *Ibid.*, vol. XLIV, p. 285-305.
- CATTANEO D., 1914. — Ricerche sulla struttura dell'ovario dei Mammiferi. *Arch. Ital. Anat. e Embriol.*, vol. XII.
- CHAMBERS R., 1917. — Microdissection studies. I. The visible structure of cell protoplasm and death changes. *Amer. Journ. of Physiol.*, vol. XLIII, p. 1-12.
- 1924. — The physical structure of protoplasm as determined by microdissection and injection; *General Cytology* (E. V. Cowdry), *Univ. of Chicago Press.*, p. 235-309.
- CHAMBERS R. and POLLACK H., 1927. — Micrurgical studies in cell physiology. IV. Colorimetric determination of the nuclear and cytoplasmic pH in the starfish egg. *Journ. of Gen. Physiol.*, vol. X, p. 739-755.
- CHAMPY Chr., 1911. — Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion. *Arch. d'Anat. Microsc.*, t. XIII, p. 55-170.
- 1913a. — La spermatogénèse chez les Batraciens et les éléments accessoires du testicule. *Arch. de Zool. Exp.*, t. LII, p. 13-304.
- 1913b. — Granules et substances réduisant l'iodure d'osmium. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, t. XLIX, p. 323-343.
- 1923. — La spermatogénèse chez *Discoglossus pictus* Otth. *Arch. de Zool. Expér. et Gen.*, t. LXII, p. 1-52.
- 1926. — Sur les cultures d'épithélium germinatif « in vitro ». *C. R. Soc. de Biol.*, t. XCIV, p. 1082-1084.
- CHLOPIN N. G., 1928. — Experimentelle Untersuchungen über die sekretorischen Prozesse im Zytoplasma. Über die reaktion der Gewebelemente auf intravitale Neutralrotfärbung. *Arch. f. Exper. Zellforsch.*, Bd. IV, p. 462-599.
- CIACCIO C., 1926a. — I lipoidi considerati come costituenti essenziali della cellula. Nota prima: introduzione e tecnica. *Boll. della Soc. di Biol. Sperim.*, vol. I.
- 1926b. — I lipoidi considerati come costituenti essenziali della cellula (istolipoidi). *Ibid.*, vol. I.
- 1926c. — Sur la distribution des lipoides histogènes (histolipoides) dans la cellule. *C. R. Assoc. des Anat.*, 21^e Réunion (Liège), p. 160-165.
- 1927a. — Sulla natura e significato funzionale di un costituente cellulare e suoi rapporti con l'apparato di Golgi ed altre immagini citologiche. *Boll. della Soc. di Biol. Sperim.*, vol. II, p. 186-191.
- 1927b. — Sul significato dell'idiozoma e delle formazioni peridiozomiche. *Ibid.*, vol. II, p. 191-195.
- CORTI A., 1924. — Studi di morfologia cellulare. Lacunoma, Apparato interno del Golgi (trofospongio), Condiroma, Idiosoma. *Ricerche di Morfol.*, vol. IV, p. 314-422.
- 1925. — Il lacunoma della cellule dell'epitelio intestinale dell'uomo. *Arch. Ital. di Anat. e di Embriol.*, vol. XXII, p. 457-482.
- 1926. — Le lacunome révèle les premières modifications structurales des cellules absorbantes de l'intestin au cours de leur fonctionnement. *Bull. d'Hist. Appl.*, t. III, p. 265-270.
- COVELL W. P., 1927. — A quantitative study of the Golgi apparatus in spinalganglion cells. *Anat. Rec.*, vol. XXXV, p. 149-159.
- COVELL W. P. and SCOTT G. H., 1928. — An experimental study of the relation between granules stainable with neutral red and the Golgi apparatus in nerve cells. *Wistar Inst. Bibliog. Advance Abstract Sheet*, 31 mars 1928; paraîtra dans *Anat. Rec.*
- COWDREY E. V., 1913. — The relations of mitochondria and other cytoplasmic consti-

- tuants in spinal ganglion cells of the pigeon. *Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd. XXIX, p. 473-504.
- COWDREY E. V., 1924. — General Cytology. *Univ. of Chicago Press*.
- 1926a. — The reactions of mitochondria to cellular injury. *Arch. of Path. and Laboratory Medicine*, vol. I, p. 237-255.
- 1926b. — Surface film theory of the function of mitochondria. *The Amer. Naturalist*, vol. LX, p. 157-165.
- CRETIN A., 1925. — Recherches sur l'ossification et sur la réparation des os fracturés. Le Mans, p. 1-335.
- DA FANO C., 1922. — On Golgi's internal apparatus in different physiological conditions of the mammary gland. *Journ. of Physiol.*, vol. LVI, p. 459-476.
- 1925. — Méthodes pour la démonstration de l'appareil interne de Golgi. *Bull. d'Hist. Appl.*, t. II, p. 216-288.
- DAMBOVICEANU A. et RAPKINE L., 1925. — Sur le pH intérieur de certains éléments du liquide cavitaire chez *Sipunculus nudus*. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIII, p. 1346-1347.
- DANGEARD P., 1921. — L'évolution des grains d'aleurone en vacuoles ordinaires et la formation des tannins. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, t. CLXXII, p. 995-996.
- 1922. — Sur l'origine des vacuoles aux dépens de l'aleurone pendant la germination des Graminées. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, p. 319.
- 1923. — Recherches de biologie cellulaire (Evolution du système vacuolaire chez les végétaux) *Thèse Sciences*, Paris; et *Le Botaniste*, 15^e série.
- DANGEARD P. A., 1919. — Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, t. CLXIX, p. 1005-1006.
- 1920a. — Vacuome, plastidome et sphérome dans l'*Asparagus verticillatus*. *C. R. de l'Acad. des Sciences*.
- 1920b. — Plastidome, vacuome et sphérome dans *Selaginella Kraussiana*. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, p. 301.
- DEINEKA D., 1912. — Der Netzapparat von Golgi in einigen Epithel- und Bindegewebszellen während der Ruhe und während der Teilung derselben. *Anat. Anz.*, Bd. XLI, p. 289-309.
- 1914. — Beobachtungen ueber die Entwicklung des Knochengewebes mittels der Versilberungsmethode. *Anat. Anz.*, Bd. XLVI, p. 97-160.
- 1916. — Développement des cellules osseuses dans le processus enchondral. *Arch. Russes d'Anat., d'Hist. et d'Embryol.*, t. I, p. 331-423.
- DRZEWINA A. et BOHN G., 1925. — Sur l'acidification du milieu par cytolysé cellulaire. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, t. CLXXXI, p. 692-694.
- DUBOSCQ O. et GRASSÉ P., 1925. — L'appareil parabasal des Flagellés et sa signification. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, t. CLXXX, p. 477.
- DUBREUIL G., 1913. — Le chondriome et le dispositif de l'activité sécrétoire aux différents stades du développement des éléments cellulaires de la lignée connective, descendants du lymphocyte. *Arch. d'Anat. Microsc.*, t. XV, p. 53-151.
- DUESBERG J., 1911. — Plastosomen « Apparato reticulare interno », und Chromidialapparat. *Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklgs.-gesch.*, Bd. 20, p. 567-916.
- 1914. — Trophospongien und Golgi'scher Binnenapparat. *Anat. Anz.*, Ergänzungshefte, Bd. XLVI, p. 11-80.
- EMBERGER L., 1925. — Sur la réversion des plastes chez les végétaux. *C. R. de l'Ac. des Sciences*, t. CLXXXI, p. 879-880.
- 1927. — Nouvelles recherches sur le chondriome de la cellule végétale. *Rev. Gén. de Bot.*, t. XXXIX.
- ESTERMAN B. and GITLITZ A. J., 1927. — Notes on the Golgi apparatus in spinal-ganglion cells of the cat. *Anat. Rec.*, vol. XXXVI, p. 319-324.
- EVANS H. M. and SCOTT K., 1921. — On the differential reaction to vital dyes exhibited by the two great groups of connective tissue cells. *Contrib. Embryol.*, X, Carnegie Inst. Wash. Pub., 273.
- FAÑANÁS J. R., 1912. — Nota preventiva sobre el aparato reticular de Golgi del embrión de pollo. *Trab. del Lab. de Invest. biol.*, t. X.
- FAURÉ-FREMIET E., 1910. — Étude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. *Arch. d'Anat. Microsc.*, t. XI, p. 457-648.

- FAURÉ-FREMIET, 1912. — Un appareil de Golgi dans l'œuf de l'*Ascaris megalcephala*. *Bull. de la Soc. Zool. de France*, t. XXXVII, p. 135-138.
- 1913. — A propos des « lysosomes » de M. Champy. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. LXXV, p. 30-32.
- FISSINGER N., 1923. — Les ferments des leucocytes. *Masson et C^{ie}*, Paris.
- FRANKENBERGER Z., 1921. — Le mésonéphros des embryons des Mammifères a-t-il une fonction excrétoire? *Bull. Internat. de l'Acad. des Sciences de Bohême*.
- FROMAGEOT C., 1927. — Contribution à l'étude physico-chimique du métabolisme. *Thèse Sciences*, Paris, p. 1-71.
- GATENBY J. B., 1917a. — The cytoplasmic inclusions of the germ cells. Part. I. Lepidoptera. *Quart. Journ. Microsc. Science*, vol. LXII, p. 407-463.
- 1917b. — The cytoplasmic inclusions of the germ cells. Part II. *Helix aspersa*. *Ibid.*, vol. LXII, p. 555-611.
- 1918. — The cytoplasmic inclusions of the germ cells. Part III. The spermatogenesis of some other Pulmonates. *Ibid.*, vol. LXIII, p. 197-258.
- 1919a. — The cytoplasmic inclusions of the germ cells. Part IV. Notes on the dimorphic spermatozoa of Paludina and the giant germ-nurse cells of *Testacella* and *Helix*. *Ibid.*, vol. LXIII, p. 401-443.
- 1919b. — The cytoplasmic inclusions of the germ cells. Part V. The gametogenesis and early development of *Limnaea stagnalis* (L.), with special reference to the Golgi apparatus and the mitochondria. *Ibid.*, vol. LXIII, p. 455-491.
- 1920a. — The cytoplasmic inclusions of the germ cells. Part VI. On the origin and probable constitution of the germ-cell determinant of *Apanteles Glomeratus*, with a note on the secondary nuclei. *Ibid.*, vol. LXIV, p. 133-153.
- 1920b. — The cytoplasmic inclusions of the germ cells. Part VII. The modern technique of cytology. *Ibid.*, vol. LXIV, p. 267-301.
- GATENBY J. B. and WOODGER J. H., 1920. — On the relationship between the formation of yolk and the mitochondria and Golgi apparatus during oogenesis. *Journ. of Roy. Microsc. Soc.*, vol. XLI, p. 129-156.
- 1921. — The cytoplasmic inclusions of the germ cells. Part IX. On the origin of the Golgi-apparatus of the middle-piece of the ripe sperm of *Cavia*, and the development of the acrosome. *Quart. Journ. of Microsc. Science*, vol. LXV, p. 265-291.
- GIROUD A., 1925. — Le chondriome; recherches sur sa constitution chimique et physiologique. *Arch. d'Anat. Microsc.*, t. XXI, p. 147-252.
- 1926. — Les variations de position de l'appareil de Golgi — leur interprétation. *C. R. de l'Assoc. des Anat.*, (Liège), p. 222-227.
- 1928. — Polarité cellulaire et appareil de Golgi. *Bull. d'Hist., Appl.*, t. V, p. 146-152.
- GRASSÉ P., 1926. — Contribution à l'étude des flagellés parasites. *Arch. de Zool. Expér.*, t. LXV, p. 345-602.
- GRYNFELT E., 1921. — Étude cytologique sur la sécrétion de la glande pelvienne du Triton palmé. *C. R. de l'Assoc. des Anat. (Paris)*.
- GUILLIERMOND A., 1919. — Observations vitales sur le chondriome des végétaux et recherches sur l'origine des chromoplastides et le mode de formation des pigments xanthophylliens et carotiniens. *Revue gén. de Bot.*, t. XXXI, p. 372-683.
- 1924a. — Nouvelles recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme de la cellule végétale. *Arch. d'Anat. Microsc.*, t. XX, p. 1-210.
- 1924b. — Observations sur l'origine des vacuoles. *La Cellule*, vol. XXXVI, p. 217-229.
- 1927a. — Recherches sur l'appareil de Golgi et ses relations avec le vacuome. *Arch. d'Anat. Microsc.*, t. XXIII, p. 1-98.
- 1927 b. — Observations vitales sur l'instabilité de formes des mitochondries et sur leur permanence. *Bull. Biol. de la France*, t. LXI, p. 1-24.
- GUILLIERMOND A. et MANGENOT G., 1922a. — Sur la signification des canalicules de Holmgren. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, t. CLXXIV, p. 485-487.
- 1922b. — Sur la signification de l'appareil réticulaire de Golgi. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, t. CLXXIV, p. 692-694.
- 1928. — Revue générale des travaux de cytologie parus de 1910 à 1925. *Revue gén. de Bot.*, t. XXXVIII, p. 202-532.

- HARDE et HENRI P., 1927. — Sur le pH relatif des tissus des Mammifères étudiés *in vivo* et son rôle possible dans la genèse des tumeurs. *Ann. inst. Pasteur.*, t. IV, n° 9.
- HARVEY L. A., 1925. — On the relation of the mitochondria and Golgi apparatus to yolk-formation in the egg-cells of the common earthworm, *Lumbricus terrestris*. *Quart. Journ. Microsc. Science*, vol. LXIX, p. 291-316.
- 1926. — The oogenesis of *Lumbricus*. *Nature*, Dec. 4.
- 1927 a. — The oogenesis of *Lumbricus*. *Nature*, vol. CXIX, p. 14.
- 1927 b. — The history of the cytoplasmic inclusions of the egg of *Ciona intestinalis* L. during oogenesis and fertilisation. *Proc. of Roy. Soc., B.* vol. CI, p. 136-162.
- HIBBARD H., 1927. — Rôle des constituants cytoplasmiques dans la vitellogenèse d'un Amphibien, *Discoglossus pictus* Otth. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCVII, p. 45-47.
- 1928 a. — Cytoplasmic Constituents in the developing egg of *Discoglossus pictus* Otth. *Journ. of Morph. and Physiol.*, vol. XLV, p. 233-252.
- 1928 b. — Contribution à l'étude de l'ovogenèse, de la fécondation et de l'histogenèse chez *Discoglossus pictus* Otth. *Arch. de Biol.*, t. XXXVIII.
- HIBBARD H. et PARAT M., 1927 a. — Oogenesis in certain Teleosts with special reference to the chondriome, vacuome and yolk formation. *Journ. of Anat.*, vol. LXI, p. 494-497.
- 1927 b. — L'ovogenèse de certains Téléostéens; caractères spéciaux du chondriome, du vacuome et formation du vitellus. *C. R. de l'Assoc. des Anat.*, (Londres), p. 117-118 et *Bull. d'Hist. appl.* 1928, p. 313-330.
- HIRSCHLER J., 1914. — Ueber Plasmastrukturen (Golgi'scher Apparat, Mitochondrien, u. a.) in den Tunicaten, Spongien, und Protozoenzellen. *Anat. Anz.*, Bd. XLVII, p. 289-311.
- 1916. — Ueber die Plasmakomponenten (Golgi'scher Apparat, Mitochondrien, u. a.) der weiblichen Geschlechtszellen. *Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd. LXXXIX, Abt. 2, p. 1-58.
- 1918. — Ueber den Golgi'schen Apparat embryonaler Zellen. *Ibid.*, Bd. XCI, Abt. 1, p. 141-181.
- 1925. — Sur une certaine ressemblance entre le noyau cellulaire, l'appareil de Golgi et les mitochondries. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIII.
- 1927. — Studien ueber die sich mit Osmium schwarzenden Plasmakomponenten (Golgi-Apparat, Mitochondrien) einiger Protozoenarten. *Ztschr. f. Zellforsch. u. Mikr. Anat.*, Bd. V, p. 704-786.
- 1928 a. — Appareil de Golgi. Vacuome au cours de la spermatogenèse chez *Macrothylacia rubi* L. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCVIII, p. 145-146.
- 1928 b. — Relations topographiques entre l'appareil de Golgi et le vacuome au cours de la spermatogenèse chez *Phalera bucephala* L. et *Dasychira selenitica* Esp. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCVIII, p. 494-495.
- HIRSCHLER J. et HIRSCHLEROWA Z., 1928. — L'appareil de Golgi et le vacuome dans une certaine catégorie de cellules somatiques chez la larve de *Phryganea grandis* L. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCVIII, p. 1099-1100.
- HIRSCHLER J. et MONNÉ L., 1928. — Comportement de l'idiosome au cours de la spermatogenèse chez le Lapin. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCVIII, p. 1102-1104.
- HOLLANDE A. Ch., 1924 a. — Colorations des granulations dites « oxydasiques » des cellules obtenue par synthèse de l'indophénol et de l'oxybenzidine. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, t. CLXXVIII, p. 1215-1217.
- 1924 b. — La non-spécificité au point de vue oxydasique des granulations protoplasmiques mises en évidence par la benzidine au contact de l'eau oxygénée. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XC, p. 1314-1315.
- 1924 c. — Non-spécificité des réactions au bleu d'indophénol et à la benzidine pour la mise en évidence des granulations dites oxydasiques dans les cellules. *Bull. d'Hist. Appl.*, t. I.
- 1924 d. — La coloration par l'oxybenzidine des granulations des leucocytes du sang de l'Homme. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCL, p. 1203-1204.
- HOSSELET C., 1927. — Étude du chondriome et du vacuome des glandes salivaires des Phryganides. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCVII, p. 450-453.

- HYMAN O. W., 1923. — Spermic dimorphism in *Fasciolaria tulipa*. *Journ. of Morph.*, vol. XXXVII, p. 307-384.
- JACOBS W., 1927. — Der Golgische Binnenapparat. *Ergebnisse der Biol.*, Bd. II, p. 357-415.
- JARISCH A., 1922. — Ueber das Verhalten von Neutralrot in Seifenlösungen. *Bioch. Ztschr.*, Bd. CXXXIV, p. 177-182.
- JASSWOIN G., 1925. — Zur Histophysiologie der Tubuli contorti der Amphibienniere. *Ztschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, Bd. II, p. 741-765.
- JORDAN H. E., 1921. — Mitochondria and Golgi apparatus of the giant-cells of red bone-marrow. *Amer. Journ. of Anat.*, vol. XXIX, p. 117-133.
- JOYET-LAVERGNE Ph., 1925. — Recherches sur le cytoplasme des Sporozoaires. *Arch. d'Anat. Microsc.*, t. XXII, p. 1-128.
- 1926. — Sur la coloration vitale au rouge neutre des éléments de Golgi des Grégarines. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIV, p. 830-832.
- KARPOVA L., 1925. — Beobachtungen ueber den Apparat Golgi (Nebenkern) in den Samenzellen von *Helix pomatia*. *Ztschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anat.*, Bd. II, p. 495-514.
- KATSUNUMA S., 1924. — Intrazelluläre Oxydation und Indophenolblausynthese. Histochemische Studie über die « Oxydasereaktion » im tierischen Gewebe. *Gustav Fischer*, Jena.
- KOLATCHEV A., 1916. — Recherches cytologiques sur les cellules nerveuses des Mollusques. *Arch. Russes d'Anat., d'Hist., et d'Emb.*, t. I, p. 383-423.
- KOLLMANN M., et PAPIN L., 1914. — Étude sur la kératinisation. L'épithélium corné de l'œsophage de quelques Mammifères. *Arch. d'Anat. Microsc.*, t. XVI, p. 193-260.
- KOLMER W., 1918. — Zur vergleichenden Histologie, Cytologie, und Entwicklungsgeschichte der Säugernebnieren. *Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd. XCI, Abt. 1, p. 1-139.
- KONOPACKI M., 1927. — Sur le comportement des mitochondries au cours du développement de la Grenouille. *Bull. d'Hist. Appl.*, t. IV, p. 49.
- KOPSCH F., 1925. — Das Binnengerüst, Endopeigma, in den Zellen der Tränendrüse des Menschen und der Epidermis der Cyclostomen. *Ztschr. f. d. ges. Anat.*, Bd. LXXXVI, p. 142.
- 1926a. — Binnengerüst, Endopeigma. *Enzykl. d. mikrosk. Technik*, Bd. I.
- 1926b. — Das Binnengerüst in den Zellen einiger Organe des Menschen. *Ztschr. f. mikrosk.-anat. Forsch.*, Bd. V, p. 221.
- KUNZE Helene, 1921. — Zur Topographie und Histologie des Centralnervensystems von *Helix Pomatia* L. *Ztschr. f. wissenschaftl. Zool.*, Bd. CXVIII, p. 25-203.
- LAMS H., 1925. — L'appareil filamenteux ergastoplasmique dans les cellules cartilagineuses de la trompe d'Eustache et son intervention dans la genèse des fibrilles élastiques. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIII, p. 48-50.
- LEGENDRE R., 1908. — A propos des mitochondries des cellules nerveuses; granulations diverses des cellules nerveuses d'*Helix*. *C. R. de l'Association des Anat. (Marseille)*.
- 1909. — Contribution à la connaissance de la cellule nerveuse : la cellule nerveuse d'*Helix pomatia*. *Arch. d'Anat. Microsc.*, t. X, p. 287-554.
- LEVI G., 1912a. — I condriosomi nell'oocite degli Anfibi. *Monit. Zool. Ital.*, vol. XXIII, p. 149.
- 1912b. — I condriosomi nelle cellule sencerenti. *Anat. Anz.*, Bd. XLII, p. 576-592.
- 1925. — La structure du cytoplasme des cellules des Métazoaires. *C. R. de l'Assoc. des Anat. (Turin)*, p. 1-20.
- 1927. — Trattato di Istologia. *Unione tipografica*, Turin.
- LEWIS M. R., 1913. — The formation of fat droplets in the cells of tissue cultures. *Science, N. S.*, vol. XLVIII, p. 398-399.
- LEWIS M. R. and W. H., 1914. — Mitochondria in tissue cultures. *Science, N. S.*, vol. XXXIX, p. 330-333.
- 1915. — Mitochondria and other cytoplasmic structures in tissue cultures. *Amer. Journ. of Anat.*, vol. XVII, p. 339-401.

- LEWIS W. H., 1919a. — The centriole and centrosphere in degenerating fibroblasts of tissue cultures. *Anat. Rec.*, vol. XVI, p. 155.
- 1919b. — The behavior of the centriole and centrosphere in the degenerating fibroblasts of tissue cultures. *Amer. Journ. of Physiol.*, vol. XLIX, p. 123.
- 1923. — Observations on cells in tissue cultures with dark-field illumination. *Anat. Rec.*, vol. XXVI, p. 15-29.
- LUDFORD R. J., 1921 a. — Contributions to the study of the oogenesis of *Patella*. *Journ. of Roy. Microsc. Soc.*, p. 1-14.
- 1921b. — The behavior of the nucleolus during oogenesis, with special reference to the Mollusc *Patella*. *Ibid.*, p. 121-133.
- 1924a. — Experiments on the impregnation of the Golgi apparatus by means of osmium tetroxide. *Journ. of Roy. Microsc. Soc.*, fasc. 268, p. 269-280.
- 1924-25. — Cell organs during keratinization in normal and malignant growth. *Quart. Journ. Microsc. Sciences*, vol. LXIX, p. 27-57.
- 1925a. — Cell organs during secretion in the epididymis. *Proc. of Roy. Soc. B.*, vol. XCVIII, p. 354-372.
- 1925b. — The cytology of tar tumours. *Ibid.*, vol. XCVIII, p. 557-577.
- MARINESCO M. G., 1923. — Recherches sur le rôle des ferments oxydants dans le mécanisme de la thermogénèse et de la fièvre. *La Presse médicale*, 17 février, p. 153-156.
- 1925. — La valeur des réactions histologiques des ferments oxydants (granulations d'oxydases, accélérateur d'oxydations de Graeff, granulations indophénophiles de Hollande). *Bull. d'Hist. Appl.*, t. II.
- 1926. — La valeur des réactions histologiques des ferments oxydants. *Bull. d'Hist. Appl.*, t. III, p. 69-74.
- MIGLIAVACCA A., 1926. — Sulla struttura della cellula nervosa dell' *Astacus*. *Boll. della Soc. Medico-Chirurgica di Pavia*, Anno I (Nuova serie).
- 1927. — Su alcune speciali formazioni intraprotoplasmatiche della cellula nervosa. *Ibid.*, Anno II.
- MILLOT J., 1926. — Contribution à l'histophysiologie des Aranéides. *Thèse Sciences*, Paris; et *Bull. Biol. de France et Belgique*, Suppl. VIII, p. 1-238.
- MISCH J., 1903. — Das Binnennetz der spinalen Ganglienzellen bei verschiedenen Wirbeltieren. *Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd. XX, p. 329-414.
- MISLAWSKY N. A., 1911. — Beiträge zur Morphologie der Drüsenzelle. *Anat. Anz.*, Bd. XXXIX, p. 497.
- MÖLLENDORFF W. von, 1918. — Zur Morphologie der vitalen Granulafärbung. *Arch. f. Mikrosk. Anat.*, Bd. XC, p. 463.
- 1920. — Vitale Färbungen an tierischen Zellen. *Ergebnisse der Physiol.*, Bd. XVIII, p. 141-306.
- MOMIGLIANO G., 1927. — Sull' esistenza di voluminosi vacuoli nelle cellule nervose dei crostacei e dei molluschi. *Monit. Zool. Ital.* vol. XXXVIII, p. 39-47.
- MONNÉ L., 1927. — Observations sur les spermatoctes des Mollusques après coloration vitale (appareil de Golgi-vacuome). *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCVII, p. 1450-1451.
- MONTI R., 1914. — L'apparato reticolare interno di Golgi nelle cellule dei Crostacei. *Rendiconti della R. Accad. d. Lincei, Cl. di Sc. fis. mat. e Natur.*, vol. XXIII, p. 172-177.
- 1915. — I condriosomi e gli apparato di Golgi. *Arch. Ital. Anat. e Embriol.*, t. XIV, p. 1-45. Cité par Migliavacca (1926).
- MORELLE J., 1924. — La substance de Golgi dans les cellules pancréatiques des Vertébrés. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCI, p. 1173-1175.
- 1925a. — La substance de Golgi dans les cellules exocrines du pancréas. *Annales de la Soc. Sc. de Bruxelles*, t. XLIV, p. 282-290.
- 1925b. — Les constituants du cytoplasme dans le pancréas et leur intervention dans le phénomène de sécrétion. *La Cellule*, vol. XXXVII, p. 77-140.
- 1927. — Remarques sur la structure et le fonctionnement de l'appareil de Golgi. *Ann. de la Soc. Sc. de Bruxelles. Sér. C. : Sc. Méd.*, t. XLVII, p. 5-10.
- NAGEOTTE J., 1922. — Organisation de la matière dans ses rapports avec la vie, 1 vol. de 560 p. *F. Alcan*, Paris.

- NASSONOV D., 1923. — Das Golgi Binnennetz und seine Beziehung zu der Sekretion. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. XCVII, p. 136-177.
- 1924a. — Das Golgische Binnennetz und seine Beziehungen zu der Sekretion. *Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsmech.*, Bd. C, p. 433-472.
- 1924b. — Der Excretionsapparat (contractile vacuole) der Protozoen als Homologon des Golgischen Apparates der Metazooenzellen. *Ibid.*, Bd. CIII.
- 1925. — Zur Frage ueber den Bau und die Bedeutung des lipoiden Excretionsapparates bei Protozoa. *Ztschr. f. Zellsforsch. u. mikrosk. Anat.*, Bd. II, p. 87-97.
- 1926a. — Die physiologische Bedeutung des Golgi-Apparats im Lichte der Vitalfärbungsmethode. *Ibid.*, Bd. III, p. 472-502.
- 1926b. — Die Tätigkeit des Golgischen Apparates in den Epithelzellen des Epi-didymis. *Ztschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anat.*, Bd. IV, p. 573-598.
- NATH V., 1926a. — On the present position of the mitochondria and the Golgi apparatus. *Biol. Reviews*, vol. II, p. 52-70.
- 1926b. — The Golgi origin of fatty yolk in the light of Parat's work. *Nature*. Vol. CXVIII, p. 467-468.
- NEEDHAM J. and D. M., 1925 a. — The hydrogen ion concentration and oxidation-reduction potential of the cell-interior. *Proc. of the Physiol. Soc.*, Journ. Physiol., vol. LIX.
- 1925b. — The hydrogen-ion concentration and the oxidation-reduction potential of the cell-interior : a micro-injection study. *Proc. of Roy. Soc. B.*, vol. XCVIII, p. 259-286.
- 1925c. — Les effets de la fécondation sur la concentration des ions hydrogène et le potentiel d'oxydation-réduction dans les œufs marins, étudiés par la méthode de micro-injection. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. CXIII, p. 503-505.
- 1926. a. — The hydrogen-ion concentration and oxidation-reduction potential of the cell-interior before and after fertilisation and cleavage : a micro-injection study on marine eggs. *Proc. of Roy. Soc., B.*, vol. XCIX, p. 173-199.
- 1926b. — Further micro-injection studies on the oxidation-reduction potential of the cell-interior. *Proc. of Roy. Soc., B.*, vol. XCIX, p. 383-397.
- 1926c. — The oxidation-reduction potential of protoplasm : a review. *Protoplasma*, Bd. I, p. 255-294.
- NIHOUL J., 1926. — Recherches sur l'appareil endocellulaire de Golgi dans les premiers stades du développement des Mammifères. *La Cellule*, vol. XXXVII, p. 23-40.
- NOEL R., 1922. — Recherches histophysiologiques sur la cellule hépatique des Mammifères. *Thèse Sciences*, Paris et *Arch. d'Anat. Microsc.*, t. XIX.
- 1924. — Que deviennent les chondriosomes après l'élaboration des granulations intracellulaires? *Bull. d'Hist. Appl.*, t. I, p. 49-55.
- NOEL R. et MANGENOT G., 1925. — Les fonctions élaboratrices du chondriome. *Bull. d'Hist. Appl.*, t. II, p. 302-316.
- NOUY P. L. DU and COWDRY E. V., 1927. — Cytological measurements to test du Nouy's thermodynamic hypothesis of cell size. *Anat. Rec.*, vol. XXXIV, p. 313-329.
- PAPPENHEIMER A. M., 1916. — The Golgi Apparatus. *Anat. Rec.*, vol. XI, p. 107-148.
- PARAT Marguerite, 1927. — Le vacuome (appareil de Golgi) au cours de l'ovogenèse et du développement de l'Oursin *Paracentrotus lividus* Lk. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCVI, p. 1360-1362.
- 1928a. — Contribution à l'étude cytologique de la glande pelvienne du Triton marbré. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCVIII, p. 932-934.
- 1928b. — Vacuome et appareil de Golgi de la glande pelvienne..... au cours de l'évolution glandulaire. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIX, p. 201-203.
- PARAT Marguerite et Maurice, 1927. — Vacuome et inversion des phases cytoplasmiques dans l'œuf d'Oursin activé. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCVI, p. 1363-1364.
- 1928. — Détection élective du chondriome actif de la cellule animale. *C. R. de la Soc. de Biol.* (en préparation).
- PARAT Maurice, 1925. — Vacuome et appareil de Golgi. *C. R. de l'Assoc. des Anat. (Turin)*, p. 306-311.
- 1926a. — Sur la constitution de l'appareil de Golgi et de l'idiozome; vrais et faux dictyosomes. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, t. CLXXXII, p. 808-809.

- PARAT Maurice., 1926b. — Vacuome et appareil de Golgi. *C. R. de l'Assoc. des Anat. (Liège)*, p. 609-617.
- 1926c. — Mise en évidence du chondriome et des lipoides cellulaires. *Bull. d'Hist. Appl.*, t. III.
- 1926d. — Remarques à propos du rapport de M. P. Reiss. *Réunion plénière de la Soc. de Biol. C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCV, p. 72-74.
- 1927a. — Les colorations vitales des cellules animales, d'après von Möllendorff. *Publications A. Chahine*; Paris, fasc. 3, p. 1-37.
- 1927b. — Évolution du vacuome au cours de l'ovogenèse et l'ontogenèse; son importance physiologique chez l'adulte. *C. R. de l'Assoc. des Anat. (Londres)*, p. 197-202.
- 1927c. — A review of recent developments in histochemistry. *Biol. Reviews*, vol. II, p. 285-297.
- 1928a. — Sur les rapports du chondriome et du vacuome dans la zone de Golgi; constitution de cette zone. *C. R. de l'Assoc. des Anat. (Prague)*.
- 1928b. — Le pH interne de la cellule animale in Chimie physiologique de la peau (Dejust, Verne, Urbain, Combes, etc.). *A. Legrand*. Paris.
- PARAT M. et BHATTACHARYA D. R., 1926. — Les constituants cytoplasmiques de la cellule génitale femelle. L'ovocyte de *Ciona intestinalis* L. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIV, p. 444-446.
- PARAT M. et BERGEOT R., 1925. — Sur le prétendu contenu lipoidique de l'appareil de Golgi. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCII, p. 868-869.
- PARAT M. et BOURDIN J., 1925. — Observations cytologiques sur l'épiderme d'embryons et d'alevins de Truite: vacuome et appareil de Golgi. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIII, p. 317-319.
- PARAT M. et GAMBIE E., 1926. — L'appareil de Golgi des cellules génitales mâles du Discoglosse et du Cobaye. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIV, p. 748-749.
- PARAT M. et GODIN M. R., 1925. — Remarques cytologiques sur la constitution de la cellule cartilagineuse: chondriome; vacuome et appareil de Golgi. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIII, p. 320-322.
- PARAT M. et PAINLEVÉ J., 1924a. — Constitution du cytoplasme d'une cellule glandulaire: la cellule des glandes salivaires de la larve du Chironome. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, t. CLXXIX, p. 543-544.
- 1924b. — Observation vitale d'une cellule glandulaire en activité. Nature et rôle de l'appareil réticulaire interne de Golgi et de l'appareil de Holmgren. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, t. CLXXIX, p. 612-614.
- 1924c. — Appareil réticulaire interne de Golgi, trophosponge de Holmgren et vacuome. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, t. CLXXIX, p. 844-846.
- 1925a. — Rôle du vacuome (appareil de Golgi) et du chondriome dans la formation des grains de sécrétion. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCII, p. 65-66.
- 1925b. — Observations vitales sur les « centrophormies » et certaines « central-kapseln ». Polarisation du vacuome et du chondriome. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCII, p. 250-251.
- 1925c. — Mise en évidence du vacuome (appareil réticulaire de Golgi) et du chondriome par les colorations vitales. *Bull. d'Hist. Appl.*, t. II, p. 1-15.
- 1925d. — Sur l'exacte concordance des caractères du vacuome et de l'appareil de Golgi classique. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, t. CLXXX, p. 1134-1136.
- 1925e. — Techniques relatives à la démonstration du vacuome et à sa comparaison avec l'appareil de Golgi. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIII, p. 315-316.
- 1926. — L'appareil de Golgi des cellules génitales mâles d'*Helix* et d'autres Pulmonés. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIV, p. 745-747.
- PENFIELD W.-G., 1921. — The Golgi apparatus and its relationship to Holmgren's Trophosphonium in nerve cells. Comparison during retispersion. *Anat. Rec.*, vol. XXII, p. 57-80.
- PENSA A., 1913. — La cellule cartilagineuse (Formations endo-cellulaires), *C. R. de l'Assoc. des Anat. (Lausanne)*, p. 161-177.
- 1919. — Osservazioni di morfologia e biologia cellulare (la cellula pancreatica esocrina). *Monit. Zool. Ital.*, Anno XXX, p. 181-198.
- 1920. — Osservazioni e considerazioni sulla struttura della cellula. *Boll. della Soc. Med. di Parma*, Anno XIII.

- PERRONCITO A., 1910. — Contribution à l'étude de la biologie cellulaire. Mitochondries, chromidies et appareil réticulaire interne dans les cellules spermatiques, Le phénomène de la dictyokinèse. *Arch. Ital. de Biol.*, t. LIV, p. 307-345.
- PETERFI T. et OLIVO O., 1925. — Ricerche di microdissezione su cellule somatiche coltivate « in vitro. » *C. R. de l'Assoc. des Anat. (Turin)*, p. 323-326.
- POISSON R., 1924. — Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. *Thèse Sciences* Paris; et *Bull. Biol. de France et Belgique*, t. LVIII, p. 1-305.
- 1927. — Recherches sur quelques processus observés dans les éléments sexuels jeunes de *Notonecta maculata* Fab. *Arch. de Zool. Expér. et Gen.*, t. LXVI, p. 23-70.
- POLUSZYNSKI G., 1911. — Untersuchungen ueber den Golgi-Kopschischen Apparat und andere Strukturen in den Ganglienzellen der Crustaceen. *Bull. Internat. de l'Acad. des Sciences de Cracovie; Cl. des Sciences Math. et Nat. Sér. B. Sciences Nat.*, p. 104-141.
- POPOFF M., 1906. — Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien (= Mitochondria, etc.) der Geschlechtszellen. *Anat. Anz.*, Bd. XXIX, p. 249-258.
- PRENANT M., 1924a. — Études histologiques sur les peroxydases animales. *Arch. de Morph. Gen. et Expér.*, fasc. 21, p. 1-155.
- 1924b. — La valeur des réactions histologiques de ferments oxydants. *Bull. d'Hist. Appl.*, t. I.
- 1925a. — Les peroxydases animales sont-elles diffuses ou figurées? *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIII, p. 1499-1500.
- 1925b. — Granulations à peroxydase et granulations « oxybenzidinophiles ». *Bull. d'Hist. Appl.*, t. II.
- 1926a. — Le réactif des granulations oxybenzidinophiles est-il exempt d'eau oxygénée? *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCV, p. 1235-1236.
- 1926b. — Sur la question des granulations d'oxydases. *Bull. d'Hist. Appl.*, t. III.
- RAPKINE L., 1927. — Le potentiel de réduction et les oxydations. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCVI, p. 1280-1281.
- RAPKINE L. et DAMBOVICANU A., 1925. — Sur le pH intérieur de certains éléments du sang et de la tunique chez *Ascidia mentula*. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIII, p. 1427-1428.
- RAPKINE L. et WURMSER R., 1926a. — Sur le potentiel de réduction du noyau et les oxydations cellulaires. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIV, p. 989-990.
- 1926b. — Le potentiel de réduction des cellules vertes. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIV, p. 1347-1348.
- 1926c. — Sur le potentiel de réduction des cellules. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCV, p. 604-605.
- 1927. — On intracellular oxidation-reduction potential. *Proc. of Roy. Soc. B*, vol. CII, p. 128-137.
- RAU A. Subba, and BRAMBELL F.-W.-R., 1925. — Staining methods for the demonstration of the Golgi apparatus in fresh vertebrate and invertebrate material. *Journ. Roy. Microsc. Soc.*, p. 438-444.
- RAU A.-S. and BRAMBELL F.-W.-R., and GATENBY J.-B., 1925. — Observations on the Golgi bodies in the living cell. *Proc. of Roy. Soc., B*, vol. XCVII, p. 400-405.
- RAU A.-S. and LUDFORD R.-J., 1925. — Variations in the form of the Golgi bodies during the development of neurones. *Quart. Journ. Microsc. Sciences*, vol. 69, p. 509-517.
- REISS P., 1926a. — Le pH intérieur cellulaire et ses variations. *Réunion plénière de la Soc. de Biol. C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCV, p. 51-71.
- 1926b. — Réponse aux remarques présentées par MM. Wurmser, Parat et Rapkine. *Ibid.*, t. XCV, p. 74-75.
- 1926c. — Le pH intérieur cellulaire. *Les Presses Universitaires de France*. Paris.
- REISS (P.) et SIMONIN, 1927. — *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCVII, p. 306-307.
- REMY P., 1925. — Contribution à l'étude de l'appareil respiratoire et de la respiration chez quelques invertébrés. *Thèse, Sciences*, Nancy, p. 1-219.
- RENAUT J., 1904a. — Caractères distinctifs des clasmatocytes vrais et des cellules connectives rhagiocirines. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. LVII, p. 216-217.

- RENAUT J., 1904b. — Les grains et les vésicules de ségrégation intra-protoplasmiques des cellules du cartilage hyalin. *C. R. de l'Assoc. des Anat. (Toulouse)*.
- 1907. — Les cellules connectives rhagiocrines. *Arch. d'Anat., Microsc.*, t. IX.
- ROBERTSON T., Braislford, 1926a. — The function of the lipid in mitochondria. *Australian Journ. Exper. Biol. and Med. Sciences*, vol. III, p. 97-103.
- 1926b. — The permeability of polarized membranes in relation to the permeability of the nucleus and the proportions of the various aminoacids which are contained in proteins. *Ibid.*, vol. III, p. 105-114.
- ROSS L. S., 1922. — Cytology of the large nerve cells of the crayfish (*Cambarus*) *Journ. Comp. Neurol.*, vol. XXXIV, p. 38-71.
- RUMJANTZEW A., 1927. — Cytologische Studien an den Gewebekulturen *in vitro*. I. Veränderungen der Protoplasmatischen Strukturen bei der Zellen degeneration *in vitro*. *Arch. f. Exper. Zellforsch.*, Bd. IV, p. 337-354.
- 1928. — Cytologische Studien an dem Gewebekulturen *in vitro*. III. Ueber einige gleichartige morphologische Erscheinungen bei Speicherung von Tusche, Farbe und Osmiumsäure in den Gewebszellen. *Ztschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anat.*, Bd. VI, p. 726-731.
- SAGUCHI S., 1920a. — Cytological studies of Langerhans' islet. *Amer. Journ. of Anat.*, vol. XXVI, p. 1-57.
- 1920b. — Studies on the glandular cells of the frog's pancreas. *Ibid.*, vol. XXVI, p. 347-421.
- SJÖVALL E., 1906a. — Ueber Spinalganglienzellen und Markscheiden. Zugleich ein Versuch, die Wirkungsweise der Osmiumsäure zu analysieren. *Anat. Hefte*, Bd. XXX.
- 1906b. — Ein Versuch, das Binnennetz von Golgi-Kopsch bei der Spermato- und Oogenese zu homologisieren. *Anat. Anz.*, Bd. XXVIII.
- SMALLWOOD W. M., 1906a. — Preliminary report of the cytology of molluscan nerve cells. *Journ. Comp. Neurol. and Psych.*, vol. XVI.
- SMALLWOOD W. M., and ROGERS C. G., 1906. — Some observations on Gasteropod nerve cells. *Science. N. S.*, vol. XXII.
- 1908. — Studies on nerve cells. I. The molluscan nerve cells, together with summaries of recent literature on the cytology of invertebrate nerve cells. *Journ. of Comp. Neurol. and Psych.*, vol. XVIII.
- STEOPOE I., 1926. — L'appareil de Golgi dans la vitellogenèse chez la *Nepa cinerea*. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCV, p. 142-143.
- STRANGEWAYS T. S. P., and CANTI R. G., 1927. — The living cell *in vitro* as shown by dark-ground illumination and the changes induced in such cells by fixing reagents. *Quart. Journ. of Microsc. Sciences*, vol. LXXI, p. 1-14.
- SZYMONOWICZ L., 1924. — Lehrbuch der Histologie und der Mikroskopischen Anatomie. *C. Kabitzsch.*, Leipzig.
- TERNI T., 1912. — Dimonstrazione di condrioconti nel vivente. *Anat. Anz.*, Bd. XLI, p. 511-522.
- 1914. — Condriosomi, idiozoma e formazioni periidiozomiche nella spermatogenesi degli anfibi. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. XII, p. 1-96.
- TSCHASSOWNIKOW N., 1927. — Ueber den Gang des Sekretionsprozesses in den Zellen des Magendeckepithels bei einigen Amphibien und Säugern (Zur Frage ueber die Rolle des Golgi'schen Retikularapparats und der Chondriosomen im Sekretionsprozesse) *Ztschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anat.*, Bd. V, p. 680-703.
- TSUKAGUCHI R., 1914. — Ueber die feinere Struktur des Ovariales von *Aurelia aurita*. *L. Arch. f. Mikrosk. Anat.*, Bd. LXXXV (2), p. 114-123.
- TURCHINI J., 1926. — De la situation de l'appareil de Golgi dans quelques cellules glandulaires. *Bull. de la Soc. des Sciences méd. et biol. de Montpellier et du Lang. méd.*, t. VII.
- 1927. — Appareil de Golgi et polarité glandulaire. Déterminisme de la position de cet appareil. *Bull. d'Hist. Appl.*, t. IV, p. 10-14.
- TURCHINI J. et SLOBOZIANO H. C. 1919. — Coloration vitale du chondriome de la cellule cartilagineuse par le bleu de Méthylène, *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. LXXXIII, p. 992-993.
- TUZET Odette, 1927. — Sur la double spermatogenèse du Mollusque Prosobranché, *Pisania maculosa* L. *Arch. de Zool. Exper., et Gen.*, t. LXVII, p. 18-31.

- TUZET Odette, 1928. — Observation, sur le vivant, des composants cytoplasmiques des éléments mâles typiques du Mollusque Prosobranché *Polia orbigny* Payraudeau. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCVIII, p. 506-507.
- VERNE J., 1922. — Contribution à l'étude des reins agglomérulaires; l'appareil rénal des Poissons Lophobranches. *Arch. d'Anat. Microsc.*, t. XVIII, p. 357-403.
- VOINOV D., 1927. — Le vacuome et l'appareil de Golgi dans les cellules génitales mâles de *Notonecta glauca* L. *Arch. de Zool. Expér. et Gen.*, t. LXVII, p. 1-22.
- VOINOV V., 1927. — Sur l'existence d'un tissu mésenchymateux vacuolaire dans les larves de *Chironomus*. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCVI, p. 1015-1016.
- VOLKONSKY M., 1928. — Sur une nouvelle modification de la technique d'Altmann. *Bull. d'Hist. Appl.*, t. V, n° 5.
- WEIGL R., 1910. — Ueber den Golgi-Kopsch'schen Apparat in den Ganglienzellen der Cephalopoden. *Bull. Internat. de l'Acad. des Sciences de Cracovie, Cl. des Sciences Mat. et Nat., Sér. B : Sciences Nat.*, p. 691-710.
- 1912. — Untersuchungen über den Golgi-Kopsch'schen Apparat und dessen Verhältnis zu anderen Strukturen in den somatischen Zellen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere. *Bull. Internat. de l'Acad. des Sciences de Cracovie, Cl. des Sciences Math. et Nat., Série B*, p. 417-448.
- WEINER P., 1925. — Der Golgische Apparat bei der Ovogenese. *Ztschr. f. mikr. anat. Forsch.*, Bd. IV, p. 149-162.
- 1926. — Sur la résorption des graisses dans l'intestin. *Arch. Russes d'Anat. d'Hist. et d'Embryol.*, t. V, p. 11-156.
- WURMSER R., 1925. — Sur le potentiel d'oxydation cellulaire et les phénomènes d'oxydo-réduction. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCHII, p. 1478-1479.
- 1927. — Les oxydations en biologie, d'après Hopkins. *Publications A. Chahine*, Paris, Fasc. 6, p. 1-54.
- ZWEIBAUM J., 1923. — Sur l'utilisation du mélange « nadi » et du bleu d'indophénol formé *in vitro*, en technique histologique... *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. LXXXIX, p. 256-258.
- ZWEIBAUM J. et ELKNER A., 1926a. — Sur l'appareil de Golgi (vacuome) dans les fibroblastes cultivés *in vitro*. *Bull. d'Hist. Appl.*, t. III, p. 219-221.
- 1926b. — Sur le système vacuolaire dans les éléments cellulaires de tissu conjonctif cultivé *in vitro*. *Arch. f. Exper. Zellforsch.*, Bd. III, p. 231-241.
- ZWEIBAUM J. et MANGENOT C., 1923. — Application à l'étude histochimique des végétaux d'une méthode permettant la coloration vitale et post-vitale des graisses de la cellule végétale. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. LXXXIX, p. 540-542.

Explication de la planche IV.

1. — Cellule pancréatique de *Rana esculenta* au jeûne depuis huit mois; les grains de sécrétion sont très peu abondants, les éléments du vacuome sont au contraire nombreux et volumineux (c'est le contraire après un jeûne court, cf. p. 184); chondriome en longs filaments lisses. Double coloration vitale rouge neutre-vert Janus.

2. — Cellule pancréatique de *Rana esculenta* normale; nombreux grains de sécrétion; vacuome coiffant le pôle apical du noyau; les vacuoles les plus proches de ce pôle sont des vacuoles plasmocrines, les plus éloignées sont des rhagiocrines : on voit le croissant ou le cercle rouge autour du jeune grain de sécrétion. Des chondriosomes convergent vers la zone du vacuome et serpentent entre ses éléments. Même technique.

3. — Cellule pancréatique de *Triton marmoratus*; vacuome plus localisé que chez *Rana*; chondriome ramifié; les chondriosomes encadrent littéralement les vacuoles (surtout dans la cellule de droite pour laquelle la mise au point est plus profonde et plus centrée sur la zone du vacuome). Vacuoles plasmocrines et rhagiocrines. Même technique.

4. — Cellule pancréatique de *Scyllium catulus*; zone vacuolaire plus haut située par rapport au noyau et plus localisée que dans le cas

précédent. Les plus gros grains sont accumulés entre le pôle apical du noyau et la zone vacuolaire. Celle-ci est sensiblement sphérique et les chondriosomes convergent fortement vers elle, pour pénétrer entre ses éléments (la cellule de droite est à une mise au point plus profonde); quelques grains à croissant, surtout entre la zone vacuolaire et le noyau. Même technique.

5. — Cellule pancréatique d'Axolotl. Zone vacuolaire analogue à celle du Triton; vacuoles plasmocrines, vacuoles rhagiocrines. Chondriosomes convergeant vers le vacuome et se glissant entre ses éléments. Longs chondriocontes ordinaires présentant quelquefois des dilatations, indice d'un début d'altération. Même technique.

6. — Jeune ovocyte de *Chrysaora hysoecella*; en bas, le suspenseur, avec ses vacuoles et ses nombreuses mitochondries. Noyau excentrique; dans la partie large du cytoplasme, sont accumulées les vacuoles; les plus petites sont colorées de façon homogène (vacuoles plasmocrines), les plus grosses sont des rhagiocrines renfermant de jeunes grains de vitellus. Chondriocontes et mitochondries entre ces éléments. Même technique.

7. — Une cellule isolée d'une *blastula* de *Chrysaora hysoecella*; la plupart des grains de vitellus, à maturité, ont perdu leur colorabilité par le rouge neutre. Coloration vitale au rouge neutre seul.

8. — Une cellule isolée d'une *blastula* plus âgée; grains de vitellus à divers degrés de digestion. Coloration vitale au rouge neutre seul.

9. — Une cellule isolée d'une *planula* de la même espèce. Digestion du vitellus encore plus avancée. Coloration vitale au rouge neutre seul.

Explication de la planche V.

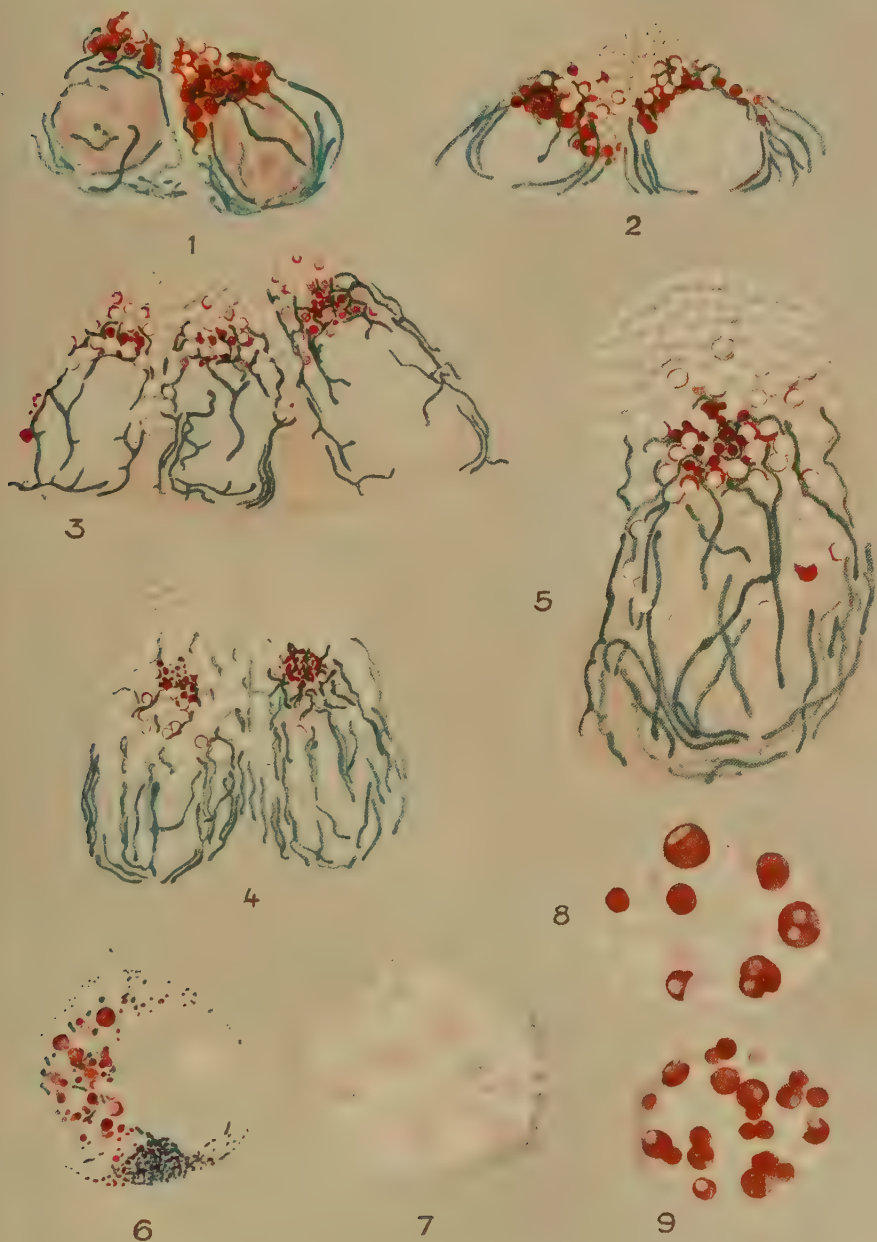
Spermatocyte pachytène de Discoglosse.

1. — Techniques mitochondriales ou lipoidiques; *mi*: mitochondries ordinaires; *l*: lépidosomes; *va*: vacuoles, remarquer la condensation des lipoides diffus autour des vacuoles qui sont réservées en clair.
2. — Imprégnation osmique courte; *mi*: mitochondrie ordinaire; *l*: lépidosomes; *va*: vacuoles réservées en clair.
3. — Imprégnation osmique longue; *l*: lépidosomes; *va*: vacuoles imprégnées partiellement ou en totalité.
4. — Imprégnation argentique; *l*: lépidosome conservé partiellement; *ca*: canalicule résultant de l'altération d'un lépidosome; *va*: vacuoles imprégnées; *mi*: mitochondries altérées.
5. — Figures d'altération dans la région idiozomique; *va*: vacuoles réservées en clair, mais plus ou moins déformées. *l*¹: lépidosome à peu près intact; *l*²: lépidosome vésiculisé à sa partie terminale; *l*³: lépidosome montrant un chapelet de vésicules; *l*⁴: lépidosome à la fois canaliculé et vésiculisé (*ves*).

Explication de la planche VI.

Ovogénèse et vitellogénèse d'*Aplysia punctata*.

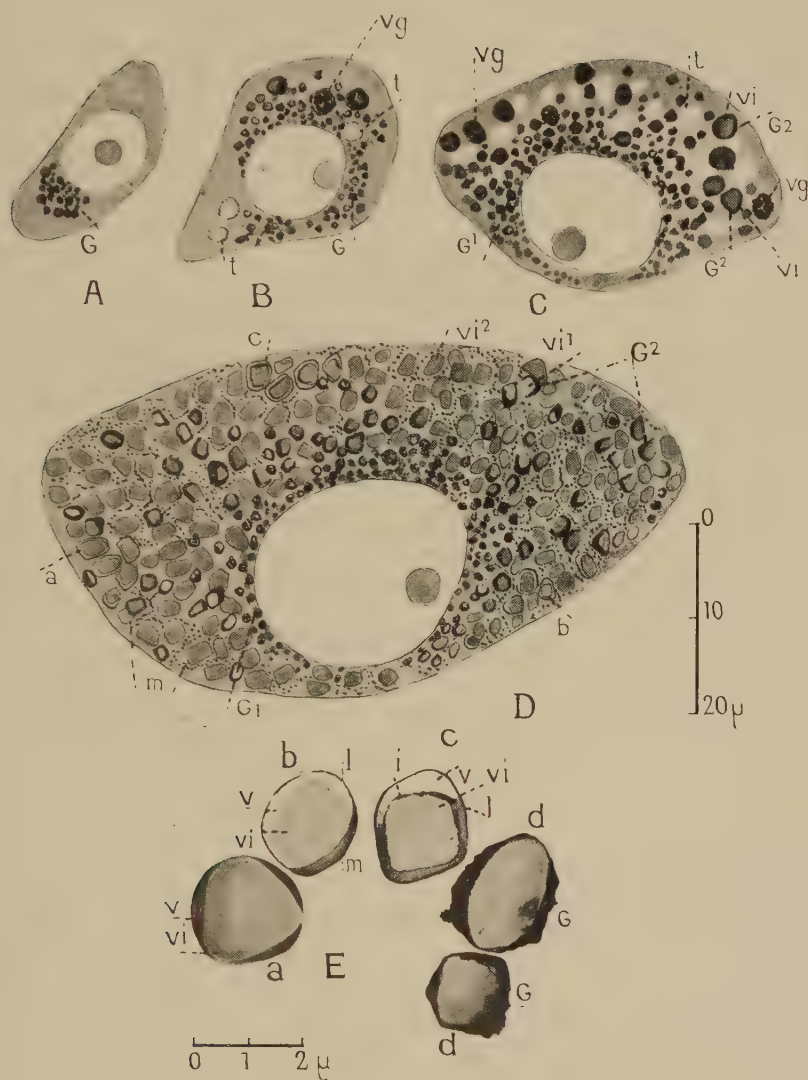
- A. — Jeune ovocyte; vacuome imprégné sous forme de dictyosomes (G).
- B. — Ovocyte plus âgé; G = jeunes vacuoles; *vg* = vacuoles plus évoluées, à contenu granuleux; *t* = lacunes dues à la dissolution des graisses.
- C. — Stade plus avancé; G¹ = jeunes vacuoles; G² = vacuoles renfermant des grains de vitellus (*vi*¹); *vg* = vacuoles à contenu granuleux; *t* = lacunes (graisse dissoute).
- D. — Stade plus avancé; G¹ = jeunes vacuoles; G² = vacuoles à vitellus



M. Parat, del.



M. Parat del.



M. Parat del.

(vi^1); vi^2 = vitellus mûr; m = chondriome; en a , b , c , imprégnation périvacuolaire.

E. — Quelques aspects présentés par les plaquettes vitellines; a : après coloration vitale; v : vacuole colorée par le rouge neutre; vi : plaquette vitelline incolore.

b : après démasquage par la technique de Ciaccio; mêmes lettres; l et m : lipoides démasqués.

c : après imprégnation osmique; mêmes lettres; i : surface de la plaquette imprégnée par l'osmium.

d et d' : après imprégnation argentique ou osmique très poussée; imprégnation totale (G) de la vacuole, la plaquette restant incolore.

DEUXIÈME THÈSE



Propositions données par la Faculté

GÉOLOGIE : Les Placodermes ; anatomie et position systématique.

BOTANIQUE : Les constituants morphologiques de la cellule végétale.

Vu et approuvé :

Paris, le 9 Novembre 1928.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

VU

et permis d'imprimer.

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

